Народный Комиссариат Земледелия.

БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ.

Вестник Отдела Фитопатологии Главного Ботанического Сада
С. С. С. Р.
под редакцией А. С. БОНДАРЦЕВА.

1926 № 2. 15-й год.

А. Л. КУРСАНОВ.

О влиянии Ustilago tritici на дыхание и испарение пшеницы.

(С 2 рис. и 3 граф. в тексте).

В микологической и фитопатологической литературе имеется ряд указаний о влиянии различных видов головни на рост растения-хозяина. Часть авторов, как-то: Brefeld (1), Вавилов (2), Ячевский (3), отмечают стимулирующее действие мицелия головневых на рост пораженных ими растений; за последнее же время целый ряд ученых: Талиев (4), Lang (5), Мурашкинский (6) и другие приходят на основании своих наблюдений к убеждению, что присутствие головни оказывает угнетающее действие на рост пораженного растения.

Однако, все упомянутые авторы ограничивались лишь указаниями на изменение роста и общего вида пораженных головней растений, не выясняя тех физиологических функций, которые могут оказаться нарушенными у зараженного растения. Между тем, вполне естественно предположить, что именно изменением физиологического равновесия и об'ясняется наблюдаемое различие в росте.

По этому последнему вопросу еще в 1908 году Ducomet высказал предположение, что так наз. „чернь", или Capnodium, вегетирующая обычно на поверхности листьев и покрывающая последние в период конидиального спороношения густым войлоком своего мицелия, должна оказывать угнетающее действие на ассимиляцию и дыхание пораженного растения. Это положение было впоследствии проверено экспериментально Nicolas

в 1913 г. (7) и вполне подтвердило высказанное Ducomet предположение. Однако, как известно, Capnodium не принадлежит к числу паразитов, а лишь вегетирует на поверхности листьев и других органов высших растений, не проникая своими гифами в ткани хозяина. Поэтому Nicolas считает, что понижение ассимиляции и дыхания происходит просто благодаря густому мицелию, затрудняющему газовый обмен. У того же Nicolas (1920, 8) имеются сравнительные определения дыхания ряда растений здоровых и соответственно пораженных различными паразитными грибами (Puccinia, Phragmidium, Urocystis anemones, Taphrina и некоторые Erysiphaceae). На основании его опытов выяснилось, что на присутствие внутреннего, или, во всяком случае, субкутикулярного (Taphrina) паразита растение отзывается повышением дыхания. Что же касается до экзопаразитов, каковы, например, грибы из группы Erysipheae, то они оказывают подавляющее влияние на дыхание. Это последнее обстоятельство Nicolas об'ясняет значительным увеличением испаряющей поверхности пораженного экзопаразитом органа, благодаря чему происходит обеднение водой паренхимных клеток и связанное с этим понижение тургора, а следовательно, и понижение дыхания. В случае же субкутикулярного или истинного эндофита грибница оказывает раздражение на окружающую его паренхиму растения-хозяина. В результате последняя переполняется тургорогенами (главным образом сахаром), благодаря чему и повышается дыхание. Среди исследованных Nicolas растений находился Ranunculus macrophyllus, пораженный головней Urocystis anemones, который, по данным этого автора, повышает дыхание у пораженного им растения на 40—50%.

Однако, все эти опыты носили лишь кратковременный характер и потому не могли выяснить вопроса о влиянии гриба на дыхание растения-хозяина в течение всего периода вегетации.

По вопросу об изменении испарения у пораженного растения имеется ряд указаний различных авторов, изучавших преимущественно влияние ржавчинников на ход транспирации (Weiss, 1924, 9). В общем, большинство исследователей приходят к заключению, что растение под влиянием гриба паразита может как повышать, так и понижать свое испарение. Повышение испарения зависит или от разрушения эпидермального слоя и выхода мицелия на поверхность испаряющего органа, или происходит под влиянием выделений гриба, оказывающих на транспирацию стимулирующее действие. Понижение же испарения происходит или вследствие гипертрофического разрастания паренхимных клеток и уменьшения в связи с этим межклетных пространств, или же благодаря сокращению числа устьиц.

Об изменении транспирации, под влиянием токсических выделений гриба, неоднократно высказывались различные авторы: одни из них (Reed and Cooles, 10, Haskell, 11) видят

в ядовитом выделении гриба главную причину, влияющую на ход испарения, не отрицая в то же время и чисто анатомических изменений в строении пораженного органа. Другие (Weaver, 12, Reynolds, 13) более или менее категорически высказываются против прямого токсического действия гриба на ход испарения и видят главную причину в анатомическом изменении органа и в механическом повреждении его грибными гифами.

Переходя к изложению собственных опытов, я должен оговориться, что поставленная мною задача сравнительного изучения дыхания, испарения и ассимиляции здорового и зараженного растения выполнена лишь отчасти, и данное сообщение носит, следовательно, характер предварительного. В то время, как результаты сравнительных опытов над дыханием и испарением мною помещены в этой статье, вопрос об изменении ассимиляции остался совершенно не затронутым и лишь ближайшим летом может быть подвергнут изучению.

Материалом для работы мне послужила яровая пшеница Triticum vulgare v. lutescens чист. линия № 1250 с Харьковской областной с.-х. станции урожая 1924 г. Нами получены были 2 порции зерна: первая здоровая, при контроле не обнаружившая ни одного больного растения, и вторая зараженная Ustilago tritici, полученная путем искусственной инфекции цветов. Эта порция, по определениям Харьковской станции, содержала 82% зараженных семян, а по определениям Е. С. Клюшниковой в Москве 81%, т. е. получились очень сходные цифры. Таким образом, я не имел в своем распоряжении материала, зараженного на все 100%, что, конечно, не могло не влиять на результаты моих определений. Чтобы возможно ослабить этот источник ошибок, я брал для каждого определения по 7—10 растений. В случае же опытов с отдельными частями, таковые срезались с различных экземпляров, чем до некоторой степени сглаживались и возможные индивидуальные колебания. Часть вышеуказанного материала была посажена 15 мая 1925 г. поперечными рядами на грядках в Московском Ботаническом саду, при чем ряды здоровой пшеницы чередовались с рядами зараженной. В дальнейшем, в течение всего лета грядки неоднократно пропалывались и в случае необходимости поливались.

Дыхание. Приступая к выяснению вопроса об изменении интенсивности дыхания у больного растения, мне желательно было проследить это изменение в течение всего вегетационного периода, для чего определения по дыханию производились, начиная с набухших семян и кончая уже вполне взрослыми, отцветшими растениями, дыхательная способность которых начинала заметно падать, благодаря высыханию. Все определение сводилось к учету выделяемой CO_2 пшеницей здоровой и зараженной U. tritici. Полученные количества CO_2 перечислялись на 1 гр. сухого веса в 1 час, а в случае опытов с семенами — на 1 гр. воздушно сухого веса в 24 часа.

Прибор, в общем, был построен по принципу трубок Петтенкоффера с некоторыми лишь изменениями, вызванными особенностями опыта. Воздух, протягиваемый через прибор со скоростью 2-х — 3-х литров в час, поступал сперва в турму с концентрированным раствором NaOH и, пройдя затем колонку с пемзой, облитой щелочью, поступал в контрольную банку с раствором барита, откуда по стеклянному змеевику переходил в преемник для растений. Преемник брался обычно в виде стеклянной трубки, длина и диаметр которой менялись в зависимости от размеров взятых растений и в общем колебались от 1,5 см. × 10 см., до 3 см. × 70 см. При опытах же с семенами употреблялся преемник следующей формы (рис. 1). Диаметр широкой его части был равен 3,5 см. На дно преемника клался гипсовый блочек. Выдыхаемая растением углекислота поступала затем в трубку Петтенкоффера, содержащую 100 куб. см. титрованного раствора $Ba(OH)_2$ (титр барита устанавливался по щавелевой к-те каждые 2 дня). В то время как Палладин (14) рекомендует для трубок Петтенкоффера диам. в 14 мм., я брал трубки, диаметром в 12 мм., оставив длину без изменения; благодаря этому, те же 100 кб. см. раствора занимали в применяемой мною трубке бо́льшую длину, чем в Палладинской, и пузырьки газа, следовательно, оставались дольше в соприкосновении с баритом, гарантируя этим самым полное поглощение CO_2. В целях получения большего интервала между отдельными пузырьками, я увеличил наклон трубки с 9 см. (Палладин) до 11,5 см., сами же пузырьки получались при помощи косо-сточенных стеклянных трубок, какие в свое время применял А. С. Казанский при своих работах по дыханию в лаборатории физиологии растений Московского Университета. Этот способ оказался гораздо удобнее, чем обычно рекомендуемые толстостенные капилляры, которые постоянно забиваются. Из Петтенкофферовой трубки ток газа направлялся в контрольную банку с баритом и, пройдя через газовые часы, регистрировавшие скорость тока, и Палладинский ртутный регулятор, выкачивался водоструйным насосом.

Рис. 1.

Так как определения должны были носить характер сравнительный, то параллельно с только что описанным прибором был собран подобный ему, приводимый в действие общим водоструйным насосом и связанный с одним и тем же ртутным регулятором. Таким образом, опыты над дыханием зараженных и незараженных растений производились одновременно и в совершенно одинаковых условиях. Оба преемника с растениями и приводящими змеевиками были погружены в высокий металлический цилиндр, наполненный водой комнатной температуры и закрытый, в целях устранения фотосинтеза, картонным колпаком с прорезом для термометра.

Имея в своем распоряжении лишь ограниченное количество зараженного материала, я придерживался следующего порядка при постановке опытов над дыханием семян: вычислив средний вес 30 штук воздушно сухих здоровых семян=0,74 гр., а больных=0,72 гр., я отсчитывал по 40 штук больных и по 40 здоровых и мочил их в течение 24 час. в воде, после чего семена переносились на влажную тряпку, где лежали еще одни сутки. К этому времени на набухших семенах замечался уже белый корешок зародыша, по появлению которого я мог судить о всхожести или невсхожести данного семени; отобрав, таким образом, по 30 всхожих семян и зная их воздушно сухой вес, я приступал к учету их дыхания. Для этого прорастающие семена переносились в вышеуказанные преемники (рис. 1) и размещались на влажных гипсовых блочках так, что каждое семя непосредственно касалось блочка. После этого, закрыв преемники резиновыми пробками, я соединял их с соответствующими Петтенкофферовскими трубками и протягивал предварительный ток воздуха в течение часа для удаления углекислоты, попавшей в прибор при его заделке, а так же и для того, чтобы дыхание семян могло достигнуть некоторого стационарного состояния, отвечающего данным условиям опыта. По истечении часа, я, не останавливая тока, переключал его на новые трубки и, заметив время и положение газовых часов, оставлял работать прибор в течение суток; по окончании этого срока ток переключался на новую пару трубок, работавших в течение следующих 24 часов, после чего трубки снова менялись и т. д. в течении 6-ти суток. По окончании каждого отдельного опыта растворы барита сливались в высокие стеклянные цилиндры с притертыми пробками, и отстоявшийся раствор затем титровался щавелевой кислотой. Содержимое каждой банки титровалось в три приема и из полученных данных бралось среднее, перечислявшееся на 1 гр. воздушно сухого веса в 24 часа.

Вынутые через 6 суток из преемников семена оказывались уже с небольшими этиолированными проростками, длина пера которых достигала 2—2,5 см. а корешки были равны 3 см. Страдания проростков от недостатка влаги не наблюдалось, так как семена, взятые для опыта, и семена контрольные, выращенные в тех же условиях, но с избытком влаги, давали тождественную картину. Отличия во внешнем виде проростков зараженных от не зараженных так же не наблюдалось; лишь набухание семян и первые стадии прорастания наступали у здоровых несколько раньше, чем у больных. В дальнейшем же, уже на 3-й—4-й день, это различие сглаживалось.

При опытах с целыми растениями или отдельными частями их я пользовался материалом, посаженным в Ботаническом саду, для чего растения, вынутые вместе с комом земли из грядки, завертывались во влажную бумагу и везлись в Университет, где, очищенные от земли, заделывались в уже готовый прибор.

Таким образом, оказывалось возможным через 40 минут после того, как растения были вынуты из грядки, приступать к опыту. После предварительного тока в 40 минут, включалась новая пара трубок, работавшая в течение 1 часа или более, в зависимости от количества выдыхаемой углекислоты. По истечении этого времени ток переключался на следующие трубки и продолжался столько же, сколько и предыдущий. Повторный опыт служил контролем к первому и обычно оба результата весьма близко совпадали между собой. Исследуемый материал сушился при 100°, и полученные количества CO_2 перечислялись на 1 гр. сухого веса в 1 час.

Результаты 3-х серий определений над дыханием прорастающих семян представлены на табл. 1, 2 и 3 и на соответствующих им графиках 1а, 2а и 3а. Из их рассмотрения видно, что в начале дыхание здоровых семян превосходит дыхание зараженных, но уже на 2-й день определения (4-й день после начала набухания) разница между ними сглаживается. В дальнейшем,

ТАБЛИЦА 1

Средняя t° = 18°	I сутки	II сутки	III сутки	IV сутки	V сутки	VI сутки	VII сутки	VIII сутки
Здоровые: 1 гр. возд.-сух. семян в 24 ч. выдых. mgr. CO_2	—	—	15,84	16,82	17,76	19,44	17,04	16,56
Зараженные: 1 гр. возд.-сух. семян в 24 ч. выдых. mgr. CO_2	—	—	14,54	16,80	20,06	23,52	21,36	19,40
Отношение выдыхаемых колич. CO_2 (1—соотв. здор.)	—	—	1 : 0,91	1 : 1	1 : 1,12	1 : 1,20	1 : 1,25	1 : 1,17

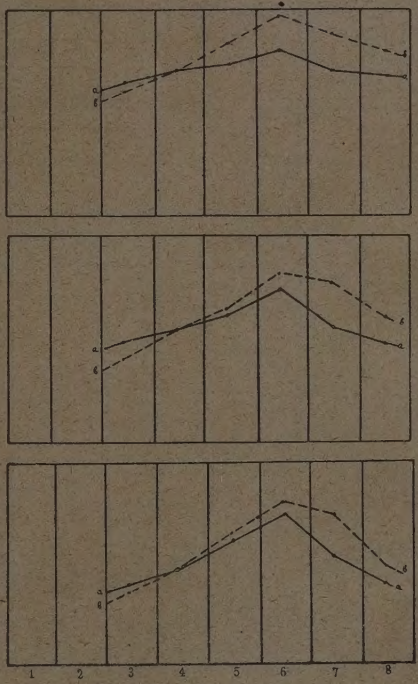
ТАБЛИЦА 2

Средняя t° = 15°	I сутки	II сутки	III сутки	IV сутки	V сутки	VI сутки	VII сутки	VIII сутки
Здоровые: 1 гр. возд.-сух. семян в 24 ч. выдых. mgr. CO_2	—	—	11,93	13,03	14,79	17,95	13,22	11,80
Зараженные: 1 гр. возд.-сух. семян в 24 ч. выдых. mgr. CO_2	—	—	9,78	12,99	15,53	19,75	18,08	14,51
Отношение выдыхаемых колич. CO_2 (1—соотв. здор.)	—	—	1 : 0,85	1 : 0,99	1 : 1,05	1 : 1,10	1 : 1,36	1 : 1,23

ТАБЛИЦА 3

Средняя $t^{\circ} = 12^{\circ}$	I сутки	II сутки	III сутки	IV сутки	V сутки	VI сутки	VII сутки	VIII сутки
Здоровые: 1 гр. возд.-сух. семян в 24 ч. выдых. mgr. CO_2	—	—	9,55	11,17	14,67	17,35	12,35	9,48
Зараженные: 1 гр. возд.-сух. семян в 24 ч. выдых. mgr. CO_2	—	—	8,52	11,12	15,17	18,82	17,35	11,55
Отношение выдыхаемых колич. CO_2 (1—соотв. здор.)	—	—	1 : 0,89	1 : 0,99	1 : 1,03	1 : 1,08	1 : 1,40	1 : 1,23

больные семена начинают дышать сильнее здоровых Это различие постепенно увеличивается и, достигая своего максимума на 7-й день, когда дыхание больных превышает дыхание здоровых на 40%, постепенно сближается затем снова до некоторой более или менее постоянной величины. Вместе с тем из кривых видно, что вершина „большой кривой" дыхания у больных семян приходится на 6-й день, т. е. в то же время или лишь с небольшим запозданием против здоровых; но затем у зараженных эта кривая опускается значительно медленнее, чем у здоровых. Указанное обстоятельство производит впечатление, что вообще все развитие кривой дыхания у больных растений запаздывает по сравнению со здоровыми. Возможно, что это указывает на запоздание всего процесса прорастания у больных семян, которое, как было упомянуто, ясно заметно в первые 3 дня и из самой морфологии прорастания.



Ограничившись этими данными по дыханию семян, я перешел к определениям сравнительного дыхания пшеницы на дальнейших стадиях ее развития, начиная с двухнедельных проростков, которые едва достигали 15 см. высоты, и кончая выколосившимися растениями.

Результаты этих опытов помещены в табл. 4.

Из этой таблицы следует, что достигнутое в конце периода прорастания отношение дыхания, равное в среднем 1 : 1,21 (см. табл. 1, 2 и 3), удерживается и в последующие периоды роста, вплоть до момента разрастания колоса, который ясно прощупывается к этому времени через листовое влагалище. Этот момент соответствует приблизительно 8-му дню до выколашивания. Начиная с этого времени, отношение дыханий здорового к больному растению постепенно изменяется и достигает к моменту выколашивания величины равной 1 : 1,36.

При рассмотрении таблицы 4 обращает на себя внимание, что изменение в отношении дыханий происходит не столько от

ТАБЛИЦА 4

Возраст или время опыта	Здоровые выдых. CO_2 (в mgr. в 1 ч. 1 gr. сух. в.)	t°	Заражен. выдых. CO_2 (в mgr. в 1 ч. 1 gr. сух. в.)	Отношение выдых. колич. CO_2	Примечания
14-дневные проростки	2,08	14	2,50	1 : 1,20	Высота проростк. 15 см.
16-дневные проростки	2,14	15	2,58	1 : 1,20	
20-дневные проростки	4,20	19	5,09	1 : 1,21	
1/VII	5,49	22	6,79	1 : 1,23	Возраст 46 дн. Выс. 55—65 см.
3/VII	4,66	21	5,80	1 : 1,24	Колос прощупывается через лист. влаг.
5/VII	5,10	22	6,50	1 : 1,27	Выс. 60—70 см. Влагалище раздуто от образов. колоса.
9/VII	3,69	20	5,02	1 : 1,36	Выс. 70—90 см. Колосья уже показались.

повышения дыхания больных растений, сколько от понижения дыхания здоровых. Это понижение у здоровых растений совпа-

дает со временем разрастания колоса и прои текает, вероятно, от истощения здорового растения вследствие оттока питательных веществ к колосу. У больного же растения, если и происходит некоторый отток веществ к колосу, зато одновременно с этим наступает усиленное разрастание гриба, который в это время образует споры. Эти два противуположных по действию фактора, взаимно уничтожаясь, и сохраняют дыхание больного растения на прежней высоте.

Ограничившись полученными для целых растений результатами, я произвел, затем, ряд опытов сравнительного дыхания отдельных частей здоровых и пораженных растений.

Одновременно с моими опытами и на том же материале, Е. С. Клюшникова выясняла вопрос о распространении мицелия Ustilago tritici по различным органам растения-хозяина. Это позволяло сравнивать получаемые мною результаты с морфологической стороной дела. В общем, картина распространения мицелия, согласно исследованиям, Е. С. Клюшниковой представляется в следующем виде: главный очаг мицелия—стебель, откуда гриб распространяется в колос и отчасти листовые влагалища. В самую листовую пластинку мицелий проникает редко и то лишь под конец вегетации. Корень в более поздних стадиях (после двух недель) не содержит мицелия.

Результаты, полученные из опытов над дыханием листовых пластинок у больной и здоровой пшеницы, помещены в табл. 5. Из цифровых данных видно, что интенсивность дыхания листовых пластинок у здоровых и больных растений в первое время равна или даже несколько понижена у последних. К концу же вегетации интенсивность дыхания начинает изменяться, пока отношение дыхания здоровых к больным не достигнет величины 1 : 1,21. Отмечаемые отношения могут зависеть от двух причин: 1) от абсолютного повышения дыхания листьев пораженных растений. Это обстоятельство было бы особенно интересно, так как листовые пластинки, как мы видели, обычно не содержат мицелия, и поэтому здесь нужно было бы допустить раздражающее действие гриба на расстоянии; 2) разница энергии дыхания больных и здоро-

ТАБЛИЦА 5

Число и месяц	Здоровые выдых. CO_2	t°	Заражен. выдых. CO_2	Отношение силы дыхания	Примечания
10/VII	4,20	23	4,03	1 : 0,95	
13/VII	2,12	18	2,10	1 : 0,99	Все растения выколосились
14/VII	2,12	18	2,15	1 : 1,01	
19/VII	2,51	20	2,84	1 : 1,13	Цветение
22/VII	3,00	21	3,41	1 : 1,15	
25/VII	2,82	21	3,45	1 : 1,21	
28/VII	2,80	21	3,41	1 : 1,21	

вых листьев может зависеть от абсолютного понижения дыхания этих последних. С 10 июля, когда начались определения, пшеница уже выколашивалась. В дальнейшем у здоровых растений наступал период цветения и налива колоса, что, конечно, вызывало сильный приток питательных материалов к нему и соответственное обеднение листьев, а отсюда и понижение дыхания их. Наоборот, у больных растений колос выходит наружу уже закончив свое развитие и в дальнейшем не нуждается в притоке питательных материалов, что видно и из резкого падения его дыхания (табл. 8). При этих условиях листья не должны были так быстро беднеть питательными материалами и могли сохранять нормальную энергию дыхания.

Из наших опытов нельзя вывести ясного заключения о том, какому из указанных двух факторов принадлежит решающее значение в наблюдаемой разнице дыхания больных и здоровых листовых пластинок. Для решения этого вопроса нужно было бы: 1) иметь определения дыхания листьев, начиная с более ранних стадий развития пшеницы, 2) вести определения все время при одинаковой температуре, чтобы иметь сравнимые данные относительно абсолютной энергии дыхания в разные периоды.

В табл. 6 помещены данные относительного дыхания листовых влагалищ, при чем видно, что разность дыхания больных и здоровых частей, отмеченная выше у листовых пластинок, здесь выступает в еще большей степени. Надо думать, что это явление стоит в связи с тем, что листовые влагалища больных экземпляров содержат обильный мицелий, которым они и должны сильно стимулироваться в своем дыхании, тогда как в листовых пластинках мицелий содержится лишь в виде исключения.

ТАБЛИЦА 6

Число и месяц	Здоровые выд. CO_2	t°	Заражен. выдых. CO_2	Отношение силы дыхания	Примечания
11/VII	3,43	23	3,45	1 : 1,005	
15/VII	2,77	20	3,45	1 : 1,24	
17/VII	1,28	18	1,89	1 : 1,32	Начало цветения
21/VII	2,00	20	2,90	1 : 1,45	
24/VII	1,73	20	2,64	1 : 1,52	
27/VII	1,65	21	2,49	1 : 1,51	

Результаты опытов над дыханием стеблей здоровых и пораженных представлены в табл. 7, из которой следует, что стебли больных растений дышат сильнее здоровых. Далее видно, что к концу вегетации у стеблей так же, как и у листовых органов наступает увеличение разницы между дыханием больных и здоровых. Однако, это изменение, имея свой максимум около 16 июля, начинает затем снова сглаживаться. Из рассмотрения абсолютных количеств выдыхаемой CO_2 видно, что после 16 июля дыхание как больных, так и здоро-

вых стеблей идет на убыль в связи с окончанием вегетации. Это понижение происходит у больных стеблей быстрее, чем у здоровых, благодаря чему после 16 июля дыхание начинает сравниваться.

Из табл. 8 видно, что сравнивать дыхание больных и здоровых колосьев, по крайней мере, в позднейшие стадии их развития представляется не целесообразным. Действительно, в то время как колос здорового растения еще сильно дышет в период цветения и в последующий за ним период наливания, больной колос представляет уже из себя к этому времени закончивший свое развитие орган.

Для выяснения вопроса о дыхании корней у зараженной и незараженной пшеницы, мною были поставлены 1 июня (над 15-дневными проростками) 2 опыта, которые показали, что в этот период вегетации дыхание корней одинаково. Дальнейших опытов над дыханием корней поставлено не было.

Заканчивая о дыхании, приведу также несколько опытов, поставленных мною параллельно с основной работой, над дыханием сорняка Cirsium arvense. Были произведены сравнительные определения дыхания нормальных побегов и побегов, пораженных ржавчинником Puccinia suaveolens, при чем для одних опытов были взяты растения, пораженные Puccinia в стадии уредоспор, в других—в стадии спермогониев. Для опытов срезались концы молодых побегов с 3 — 4 листьями и верхушечной почкой. Полученные результаты помещены в табл. 9.

ТАБЛИЦА 7

Число и месяц	Здоровые выдых. CO_2	t°	Заражен. выдых. CO_2	Отношение силы дыхания	Примечания
10/VII	2,67	23	3,20	1 : 1,19	Начало выколашивания
11/VII	2,65	23	3,20	1 : 1,20	
15/VII	2,18	20	3,02	1 : 1,38	
16/VII	2,20	19	3,09	1 : 1,40	
22/VII	2,05	21	2,51	1 : 1,22	
25/VII	1,54	21	1,80	1 : 1,17	

На основании этих данных можно притти к заключению, что один и тот же паразит в различных своих стадиях оказывает на растение-хозяина различное действие. В данном случае P. suaveolens со спермогониями вызывает бо́льший дыхательный эффект, чем тот же гриб в стадии уредоспор [1]).

[1]) Следует заметить, что стадии спермогониев и уредоспор у P. suaveolens, представляют из себя не простое возрастное изменение гриба. Нередко наблюдается, что Cirsium до зрелого возраста несет одни только спермогонии и наоборот, попадаются экземпляры, покрытые с самого начала уредоспорами. Согласно некоторым указаниям (Olive, Ann. Myc. 1913) дело зависит здесь от преобладания развития в питающем растении одноядерного мицелия в случае спермогониев и двуядерного в случае уредоспор.

Испарение. Опыты над испарением были мною поставлены на том же материале, что и опыты с дыханием.

В конце мая, в 10 глиняных горшках, наполненных садовою землею, была посажена пшеница таким образом, что в центре каждого горшка на расстоянии 4 см. друг от друга сажалось по 5 больных или по 5 здоровых семян. Горшки, затем, зарывались вровень с землей на грядках Ботанического сада; в дальнейшем они пропалывались и поливались в течение всего лета.

Через полтора месяца после посадки, когда кусты пшеницы достигали уже 50—60 см. высоты, я приступил к сравнительному определению испарения.

Опыты производились следующим образом: из грядки выкапывались 2 горшка, один с больными, другой со здоровыми растениями, которые, по перенесении их в лабораторию, поливались водой до насыщения, т. е. до тех пор, пока почва переставала впитывать воду, которая оставалась на поддониках. Дав после этого растениям постоять около 1 часу, я помещал горшки в цинковые сосуды, снабженные крышками с широким центральным отверстием. Эти отверстия, в которые пропускались испытуемые растения, задетщательно, слегка пропалывались затем, по возможности рафинированной ватой, которая в подогретом виде представляет весьма эластичную и удобную для данной цели массу. Края крышек к цинковым сосудам не примазывались, а лишь укреплялись зажимами. Заделанные, таким образом, растения взвешивались с точностью до 1 гр. и выставлялись в совершенно одинаковые для данных об'ектов температурные и световые условия. Продолжительность опытов колебалась от 40 до 118 час.; однако, как видно из приводимой табл. 10, продолжительность опыта не влияла на получаемые отношения.

По окончании опы-

ТАБЛИЦА 8

Число и месяц	Здоровые выдых. CO_2	t°	Заражен. выдых. CO_2	Отношение силы дыхания	Примечания
10 VII	7,11	24	9,53	1 : 1,34	Колосья вынуты из лист. влагалища
13 VII	4,77	19	3,70	1 : 0,77	
17 VII	4,21	18	1,48	1 : 0,35	Начало цветения

ТАБЛИЦА 9

Cirsium arvense и Puccinia suaveolens	Здоровое выдых. CO_2	t	Заражен выдых. CO_2	Отнош. силы дыхан.
С уредоспорами	4,47	18	6,97	1:1,58
	4,29	18	6,77	1:1,57
Со спермогониями	2,58	15	4,32	1:1,67
	2,71	15	4,53	1:1,67

та растения взвешивались снова и по убыли в весе определялось количество испаренной воды. Обычно принятое перечисление испарения на единицу площади у кустов пшеницы, ввиду сложности их поверхности, не представлялось возможным, а потому после опыта растения срезались вровень с крышкой цинкового сосуда и сушились при 100°. Количества же испаренной воды перечислялись затем на 1 гр. сухого веса. Недостаток такого перечисления заключается в том, что растения меньших размеров имеют относительно большую поверхность. Желая, по возможности, устранить эту неточность, мною брались для каждого опыта горшки с наиболее близкими по развитию больными и здоровыми растениями. Не соблюдение этой предосторожности повлекло за собой в опыте IV (табл. 10) изменение отношения. Согласно этой таблице испарение у зараженной пшеницы превышает его у здоровой на 20%. Усиленное испарение у больной пшеницы происходит или благодаря непосредственно-стимулирующему действию, какое гриб оказывает на паренхимные клетки, или благодаря каким-либо анатомическим особенностям в строении внешних покровов, как-то: слабого развития кутикулярного слоя, увеличения числа или размеров устьиц и т. п. Однако, выяснение этого вопроса нуждается

ТАБЛИЦА 10

Число и месяц	Продолжит. опыта	Здоров. растения		Средн. t°	Зараж. растения		Отношение силы испар.	Примечание
		Сухой вес	1 гр. сух. веса испар. в 1 час		Сухой вес.	1 гр. сух. веса испар. в 1 час		
14—15 VII	44 часа	5,37 гр.	0,357 гр.	20	4,98 гр.	0,428 гр.	1:1,20	Высота 50—55 см.
16—20 VII	118 час.	4,95 гр.	0,252 гр.	17	4,26 гр.	0,304 гр.	1:1,20	
21—23 VII	40 час.	5,81 гр.	0,370 гр.	20	5,16 гр.	0,443 гр.	1:1,20	
23—24 VII	48 час.	9,76 гр.	0,312 гр.	20	4,45 гр.	0,385 гр.	1:1,23	Растения начин. выкол.

в анатомическом изучении пораженного органа, что и намечено мною к выполнению в ближайший вегетационный период 1926 г. Косвенным доказательством более сильного испарения у зараженных растений служил также следующий факт: в условиях произрастания на грядках в Ботаническом саду пшеница зараженная и не зараженная выказывала различную степень засухоустойчивости. В то время, когда при высыхании почвы нормальные экземпляры еще не обнаруживали видимых призна-

ков завядания, зараженные растения оказывались уже значительно подвядшими. Это обстоятельство не может быть об'яснено более глубоким проникание в почву корней здоровых экземпляров, так как при культуре в горшках, служивших для опытов с испарением, это явление наблюдалось в не меньшей степени, несмотря на то, что распространение корневых систем у тех и у других было ограничено стенками горшка.

В конце своей работы мне хотелось бы подчеркнуть тот факт, что, по моим наблюдениям, стимулирующего действия на рост пшеницы U. tritici не оказывал. Напротив, больные растения развивались слабее здоровых, что особенно ясно выступало ко времени цветения. Рис. 2 представляет типичный вид для куста здоровой (а) и больной (в) пшеницы к моменту цветения. Из приводимых схем видно, что измерение высоты главного побега, количества листьев на нем и кустистости могут дать весьма сходные результаты и привести к неверному заключению об одинаковом развитии больных и здоровых растений. В действительности же больные растения развиты значительно слабее. Чтобы определить количественно это различие, я сравнивал по весу высушенные кусты больных и здоровых растений. Для этого через неделю после цветения мною были срезаны вровень с землей надземные части 10 больных и 10 здоровых кустов пшеницы. Растения сушились и взвешивались. Сравнение сухого веса показало, что вес надземной части здорового растения превосходит вес соответствующей части больного на 36%. Если же сравнивать надземные части пшеницы с отрезанными колосьями, которые в это время у больных и у здоровых сильно отличаются по своим размерам и по весу, то оказывается, что здоровые растения на 28% тяжелее больных.

Рис. 2.

Лаборат. физиологии раст.
1-го Моск. У-та.

Литература.

1. Brefeld. Untersuchungen aus d. Gesammtgebiete d. Mycologie, H. 13.
2. Вавилов, Н. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Москва, 1918.
3. Ячевский, А. Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях. VII—VIII. Петр. 1917.

4. Талиев и Григорович. К влиянию головни на растение-хозяина.— Труды секции по мик. и фитоп. Русск. Бот. О-ва, т. I. Москва, 1923.
5. Lang, W. Über die Beeinflussung der Wirtpflanze durch Tilletia tritici.— Zeitschr. f. Pflanzenkr., B. XXVII, H. 2—3, 1917.
6. Мурашкинский, К. О влиянии мокрой головни на вегетацию пшеницы.—Труды Сиб. С.-Х. Акад., т. IV, 1925. Омск.
7. Nicolas. De l'influence, qu'exercent les Fumagines sur l'assimilation et la respiration.—R. gen. Bot. Paris, 1913.
8. Nicolas. Sur la respiration des plantes, parasit. par des champignons.— Comptes Rendus. 1920.
9. Weiss, F. The effect of rust infection upon the water requirement of wheat.—Journ. Agric. Res., v. XXVII, № 2, 1924.
10. Reed and Cooles. The effect of Gymnosporangium on the transpiration of apple leaves.—Va. Agr. Exp. Sta. Ann. Rept. 1911—12, p. 82—90.
11. Haskell, R. Fusarium wilt of potato in the Hudson river.—Phytop., v. 9, p. 223—260, pl. 13—15. 1919.
12. Weaver, G. The effects of certain rusts upon the transpiration of their hosts.—Minn. Bot. Stud., v. 4, p. 379—406, pl. 41—42. 1916.
13. Reynolds, E. Relation of parasitic fungi to their host plants. 1. Studies of parasitized leaf tissue.—Bot. Gaz., v. 53, p. 365—395. 1912.
14. Palladin u. Kostytschew. Methoden zur Bestimmung der Atmung der Pflanzen. — Handb. d. biochem. Arbeitsm. Abderhalden. B. III, S. 479. 1910.

Н. О. КАТТЕРФЕЛЬД.

К биологии Peronospora Schleideni Ung.

(с табл. рис. в тексте).

Ежегодное появление мильдью лука на огородах Ленинграда, сопровождавшееся столь значительным ущербом для листьев, что они становились совершенно негодными к употреблению, заставило меня обратить внимание на эту болезнь и приступить к ее изучению. Значительное распространение мильдью лука было мною отмечено также в Новгородской губ.

В русской микологической и фитопатологической литературе встречаются лишь небольшие заметки о распространенности Peronospora Schleideni и о том вреде, который она приносит луковичным посадкам. Так, по сведениям Шембеля[1]) из огородных культур в Астраханском уезде в 1913—14 гг. больше всего страдал лук от P. Schleideni; болезнь выражалась в раннем увядании и отсыхании листьев, цветочных стрелок и пониженном урожае луковиц и часто имела характер эпидемии.

---

[1]) Н. Сахаров и С. Шембель. Отч. о деятельн. энт. ст. и микол. отд. Астрахан. Общ. садов. и огородн. за 1913—14 гг. Астрахань.

Тульский губернский инструктор Штраус сообщает [1]), что благодаря мильдью вместо ожидаемых 800—900 пуд. желтого лука с десятины получалось лишь 600—700 пуд. Русских работ, посвященных биологии P. Schleideni, нет кроме плаката, составленного Щембелем.

Из иностранных работ следует указать на статью Murphy „The presence of perennial mycelium in Peronospora Schleideni Ung.", о существовании которой мне стало известно лишь после того, когда экспериментальная часть моей работы, посвященная тому же вопросу, была уже закончена. К сожалению познакомиться с этой статьей мне удалось только по реферату (Rev. of Appl. Myc. V. 1, 1922, p. 100). Таким образом, приступая к работе, я располагал лишь скудными сведениями по биологии P. Schleideni.

Ооспоры. За исключением статьи Murphy как в русской, так и в иностранной литературе не встречается других сведений о перезимовке паразита, кроме указаний на ооспоры, причем последние, по сведениям некоторых авторов, долго жизнеспособны. Относительно их прорастания указаний нет. Впервые оогонии видел Cornu, находивший их на верхушках побуревших листьев в незначительном количестве.

Я находил ооспоры в различных частях листа там, где присутствовала грибница (рис. 1 и 2). Вообще они встречались редко, но иногда попадались и в больших количествах. Обыкновенно их можно было находить как в потемневших частях листа, так и в еще зеленых. Чаще всего ооспоры встречались у верхушки листа, к основанию они попадались реже. Иногда приходилось наблюдать расположение ооспор с некоторой правильностью вдоль сосудистых пучков. Внешняя оболочка их желтовато-бурая, гладкая, внутренняя более светлая, желтоватая, форма округлая; размеры колебались в пределах 26—40 μ., а толщина оболочки доходила до 6,5 μ. Заметить ооспоры под лупой почти невозможно, и, чтобы найти их, приходилось просматривать под микроскопом большое количество мацерированной ткани побуревших листьев. Слияния антеридиев с оогониями наблюдать не приходилось; встречались лишь оогонии с прилегающими к ним антеридиями. Они имели булавовидную форму с несколько вздутой вершиной. В месте соприкосновения антеридия с оогонием на последнем всегда была впадина, а около нее на оогонии был бугорок, краем прилегающий к нижней части вздутия вершины антеридия. В верхушке его нередко наблюдалось сгущение протоплазмы. Оогонии и антеридии были бесцветны.

Для проращивания ооспор листья лука в феврале 1924 г. были помещены в кассеты Клебана и выставлены за окно для промораживания, а весною часть выделенных из листьев ооспор была перенесена во влажные камеры в капли воды, которая по

[1]) Ежегодник сведений о бол. и поврежд. культ. и дикорастущ. полезных растений V, стр. 75. 1909 г.

возможности менялась. Другая часть материала, оставшаяся в кассетах, была помещена в оранжерее, где смачивалась водой для сохранения влажности. В обоих случаях ооспоры не проросли и оставались до осени неизмененными, тогда как ткань листьев разложилась.

О зимующем мицелии P. Schleideni. Слабая, повидимому, способность ооспор к прорастанию, а также обычно небольшое их количество не соответствовали сильному развитию и распространению болезни и заставляли предполагать существование зимующего мицелия по аналогии с некоторыми другими пероноспоровыми. Для доказательства этого предположения было приступлено к микроскопическому анализу луковиц, взятых со страдавших от мильдью посадок. Из 5 анализированных луковиц 3 содержали в своих чешуях мицелий. Было взято еще 43 луковицы с опытного огорода Отдела Фитопатологии Гл. Бот. Сада., из которых мицелий был обнаружен в 18, т. е. зараженных луковиц оказалось 42%. Анализировалась обычно верхушка луковицы у шейки, для чего через основание последней делался горизонтальный срез. Отделенная, таким образом, верхушечная часть луковицы, мацерированная в 4—5% едком кали, просматривалась под микроскопом. Сильно преломляющий свет, богатый каплями масла зимующий мицелий легко различим даже при слабом увеличении. На возможность ограничиваться микроскопическим анализом только верхушки луковиц для обнаружения в них мицелия указывают следующие наблюдения. Микроскопическое исследование распределения мицелия в луковице показало, что он обычно сосредоточен преимущественно в верхней части луковиц. Луковицы, в верхушке которых не был обнаружен мицелий, не содержали его также и в нижележащих частях, и взрослые растения, полученные от высадки таких луковиц, оказывались вполне здоровыми. При посадке же зараженных луковиц, произведенной 3 апреля 1925 г. в оранжерее, развились растения с зараженными грибницей листьями, на которых, при достаточной влажности окружающей атмосферы, выступали конидиеносцы с конидиями.

Зимующий мицелий залегает в межклетном пространстве живой ткани луковицы, в отмерших частях он не встречался (рис. 3). Его можно находить как в наружных чешуях, так и во внутренних, как в верхушке луковицы, так и у основания, но наибольшие скопления обычно наблюдались ближе к верхушке. Таким образом, для обнаружения присутствия мицелия в луковице достаточно подвергнуть анализу верхушку луковицы. Крупные капли жира, нередко сплошь заполняющие мицелий, дают возможность сразу заметить его в тканях даже при слабом увеличении. Контуры оболочки гиф можно видеть только при большом увеличении. Присутствие большого количества крупных жировых капель характеризует зимующий мицелий. На принадлежность этих капель жиру указывает окрашивание их альканином в крас-

ный цвет. Проходя по межклетным ходам, зимующий мицелий обычно располагается параллельно сосудистым пучкам чешуи лука, давая в различном направлении от себя разветвления и пронизывая кое-где клетки хозяина гаусториями. Диаметр гиф колеблется в среднем около 8 μ. Распределение мицелия прерывистое и чаще носит гнездовой характер. Эти гнезда или участки мицелия состоят из нескольких разветвленных гиф и более или менее удалены друг от друга, так что обнаружить мицелий не

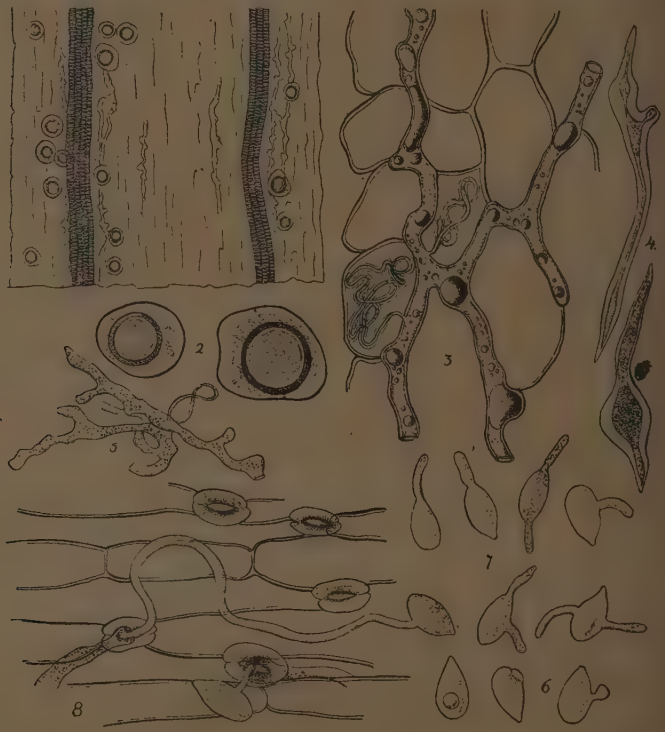


Табл. 1. Peronospora Schleideni Ung.

1) кусочек мертвой ткани листа с ооспорами; 2) ооспоры; 3 и 4) зимующий мицелий; 5) летний мицелий; 6) начало прорастания конидий; 7) типы прорастания их; 8) проникновение ростковой гифы в ткань листа. Ориг. рис.

всегда скоро удается, особенно, когда он имеется в незначительном количестве. Прерывистый гнездовой характер распределения, и обычно небольшое количество зимующего мицелия отличают

его от вегетативного (под этим названием подразумевается мицелий, развивающийся в листьях во время роста), гифы которого нередко сплошь выполняют межклетные пространства листа. Гнезда соединены между собою нитями гиф или встречаются изолированными; изолированность чаще наблюдается в направлении к основанию луковицы и особенно у последнего. Здесь гифы становятся сильно прерывистыми, местами диаметр их утолщается до 37 μ., местами с'уживается до 1,5 μ.; нередко они принимают самую причудливую форму в виде изолированных друг от друга пузырей или веретен с сильно утолщенной до 5,5 μ. оболочкой и вытянутыми как бы в копье заостренными концами (рис. 4). Гаустории у таких гиф нередко отсутствуют. Средняя толщина оболочки гиф зимующего мицелия превосходит таковую у вегетативного.

Гаустория в виде извилистой нити проникает в клетку и часто заполняет ее почти целиком. Ветвления гаусторий обнаружить мне почти не удавалось как у зимующего, так и у вегетативного мицелия. Толщина гаусторий вместе с оболочкой 3—6,5 μ. почти не изменяется по длине. Оболочка очень толстая по сравнению с внутренней полостью гаусторий. Капли жира нередко выполняют почти всю нить гаустории, и тогда она хорошо заметна, сильно преломляя свет. При образовании гаусторий гифа выпускает из себя тонкую, 1—1,5 μ. в диаметре нить, которая пробуравливает стенку клетки и, расширяясь в последней, разрастается в извилистую ленту. Гаустории вегетативного мицелия короче (рис. 5); оболочка их тонкая и более нежного строения; контуры ее часто волнистые. Капли жира обычно отсутствуют, благодаря чему гаустории не преломляют свет и обнаружить их труднее, чем у зимующего мицелия.

Тогда как летом вегетативная грибница вызывает отмирание ткани листьев и общее болезненное состояние растения, зимующая, наоборот, ничем не обнаруживает своего присутствия, т. к. у зараженных луковиц не наблюдалось никаких заметных внешних болезненных симптомов, а также отмирания тканей или клеток. Если не было других грибков (напр., Botrytis), луковицы сохранялись до весны. Таким образом, зимующий мицелий отличается от вегетативного следующими признаками: более толстой оболочкой, присутствием большого количества крупных жировых капель, нередко формой гиф, отчасти строением гаусторий, гораздо меньшим распространением в ткани, прерывистым, гнездовым характером, а также отсутствием видимых признаков паразитической деятельности. Что касается вопроса о росте его во время зимнего покоя луковицы, то вышеназванные признаки отличия зимующего мицелия от вегетативного заставляют предполагать скорее состояние покоя или состояние близкое к последнему. Повторный анализ через двухмесячный промежуток некоторых зараженных луковиц не дал видимой разницы с предыдущим анализом в количестве и состоянии мицелия.

Наблюдения над вегетацией зараженных луковиц. В апреле и мае 1925 г. зараженные луковицы были высажены в оранжерее. Для наблюдения за ходом развития гриба, под микроскопом просматривались препараты из листьев различного возраста, при чем было замечено, что с началом роста растения начинается и рост зимующего мицелия; затем, по мере удлинения листа, грибница следует за ним. Бо́льшая масса грибницы скопляется в направлении к верхушке листа, достигая до ее конца. В нижней части молодого листа мицелий встречается в меньшем количестве, и здесь нередко можно встретить веретеновидной формы гифы с довольно толстою оболочкою, не имеющие иногда гаусторий и находящиеся как бы в состоянии покоя. При достижении листом своей предельной длины, грибница обычно пронизывает большую часть тканей листа. Наблюдения показали, что при посадке зараженных луковиц появление конидиальной стадии на листьях, при благоприятных условиях, может произойти через непродолжительный срок времени. Так, например, в оранжерее при t° примерно 20°R. днем, в первых числах мая конидиальная стадия появилась через 9 суток после посадки зараженных луковиц. В первый период роста зараженного растения, до появления конидиальной стадии, оно не выказывает наружных признаков присутствия грибницы, и не удавалось подметить разницы его со здоровым растением. Только чрез некоторый промежуток после наступления срока появления конидиальной стадии начинается отмирание листьев. Если в это время количество влаги в воздухе было недостаточно, и началось отмирание листа, то конидиеносцы на нем уже вовсе не развиваются даже и при последующем наступлении благоприятных условий влажности.

Отмирание листа начиналось с его верхушки и затем переходило на весь лист. Отмиранию сначала подвергались более старые, боковые, короткие листья, которые приобретали серовато-пепельный оттенок, становились дряблыми, затем опадали и отсыхали. Это же явление вскоре переходило на более молодые листья. Рассмотрение препаратов из ткани отмирающих листьев показывало лишь сильное развитие мицелия, большинство гиф которого было лишено протоплазмы, при чем в этих случаях образования ооспор не удалось подметить. В оранжерее отмирание листа заканчивалось его отсыханием и появления сапрофитов на нем не наблюдалось, вероятно, по причине недостаточной влажности. В природе отмершая ткань листа была побуревшей и на ней вскоре же поселялись сапрофиты из рода Macrosporium, Cladosporium и т. д.

Образование конидиальной стадии. При помещении зараженного грибницей листа в условия достаточной влажности, на нем через 3—8 час. можно было заметить признаки появления конидиеносцев. Появлению конидий предшествует образование округлого бугорка на конце веточки конидиеносца. Бугорок, увеличиваясь в об'еме и принимая сначала шаровидную, затем

яйцевидную форму, превращается, таким образом, в конидию; последняя отделяется от конидиеносца перегородкой. В лабораторных условиях при t° 12—14°R. образование конидиеносцев со зрелыми конидиями происходило через 7—12 час. после помещения листа во влажную атмосферу. Конидиеносцы выступают из устьица в количестве 1—3 и более. Образующая конидиеносец грибница при прохождении через устьице обыкновенно суживается в диаметре, а при выходе из него расширяется во вздутое основание конидиеносца. Иногда при прохождении грибницы через устьице, клетки последнего бывают сильно раздвинуты. Близко у основания конидиеносцы нередко имеют 1—2 перегородки. На растениях, полученных от зараженных луковиц, появление конидиеносцев всегда начиналось с верхушки листа и продолжалось в направлении к его основанию. Конидиальный налет вначале имеет беловатый цвет, приобретая затем серовато-фиолетовый оттенок.

Проникновение паразита в ткань хозяина. Для наблюдения процесса проникновения ростков конидий в ткань листьев лука, куски последних, смоченные водой, помещались во влажную атмосферу в чашки Коха. В капли воды, на поверхности листьев сеялось возможно малое количество свежих конидий. На следующий день с этих листьев осторожно срывался эпидермис и просматривался под микроскопом. Ростковые трубочки всегда проникали в ткань листа только через устьица (рис. 8). На своем пути они делали изгибы и во время пути нередко проходили мимо нескольких устьиц, соприкасаясь с устьичными клетками и не попадая в эти устьица, чем значительно удлиняли свой путь. Если же ростковая трубка проходила непосредственно над устьичными клетками, то она попадала всегда в данное устьице. Здесь может возникнуть вопрос, не может ли ростковая трубка даже при благоприятных внешних условиях погибнуть, прежде чем попасть в устьице. Однако, просматривая пластинки листа, на которых проращивались споры, я всегда находил ростковые трубки в конечном итоге их продвижения, при наличии необходимой влаги, проникнувшими в устьица.

Следующие цифровые данные подтверждают эти наблюдения: расстояние по прямой линии между двумя устьицами для ближайших было 25—40 μ., для отдаленных 200 до 300 μ. и для наиболее удаленных доходило до 500 μ. Проращивая конидии в водопроводной воде, даже при наличии большого их числа в одной капле, я получал ростковые трубки до 1700 μ. длиною, при чем протоплазма последних не вся еще была израсходована. Можно предполагать, что при более благоприятных естественных условиях ростки достигают еще большей длины. Таким образом, большая длина ростковой трубки сравнительно с расстоянием между устьицами дает ей все шансы на попадание в конце концов в устьице.

Инкубационный период. Для искусственного заражения употреблялись растения в возрасте от 13 до 40 дней. Перед посадкой, отсутствие зимующего мицелия в них констатировалось микроскопическим анализом верхушки луковиц. Заражение производилось свежими конидиями в лаборатории или в опытной оранжерее, или же на опытном огороде. Одновременно с заражением конидии для контроля проращивались в камерах. Перед заражением растения смачивались водой. Заражение производилось нанесением конидий по возможности в большее количество капелек воды, приставших к листьям. Затем, растение на сутки покрывалось колпаком и затемнялось. Зараженные в лаборатории растения через 1—2 суток переносились в опытную оранжерею. Примерно через неделю и более зараженные листья просматривались под микроскопом, при чем большее количество мицелия встречалось в направлении к верхушке листа. Так как влажность для появления конидиальной стадии в условиях моих опытов была недостаточна, то, для улавливания сроков инкубационного периода, зараженные растения на 1—3 суток покрывались снова колпаком. Такое вторичное покрывание производилось: 2 раза через пятидневные промежутки, а затем эти промежутки уменьшались. Так как растения не во все время инкубационного периода находились под колпаками, а покрывались последними периодически, то появление конидиального налета могло запоздать всего только на срок, лежащий в пределах 3—4 дней (срок между последними покрытиями). Большая часть растений во время инкубационного периода находилась в оранжерее кроме трех, которые были на опытном огороде. Температура в оранжерее была днем около 20°R, на огороде ниже. Опыты показали, что инкубационный период в оранжерейных условиях находился в пределах между 10—15 днями, а на опытном участке между 13—18 днями. Наружных признаков присутствия грибницы в листьях до появления конидиеносцев не наблюдалось. Пожелтение и отмирание их происходило уже после появления конидиальной стадии. Было замечено, что если заражению подвергать более молодые листья и затягивать срок появления конидиеносцев недостатком влаги в окружающей атмосфере, то в таких случаях налет всегда начинал появляться с верхушки листа.

В заметке [1]), посвященной мильдью лука, имеется указание на стимулирующее действие гриба на рост лука в ранних стадиях болезни, что было видно по удлинению частей листа, находящихся между верхушкой луковицы и основанием листа. Присутствие этой ненормально удлиненной части, по мнению автора заметки, является некоторым указанием на присутствие болезни.

Прорастание конидий. Наблюдения над прорастанием конидий в каплях водопроводной воды показали, что ростковая трубка

[1]) Board of Agric. and Fish. Leaflet № 178. London, 1911

может возникнуть в любой точке конидии. Число ростков бывает 1 или 2, но не более. Можно подметить два преимущественно встречающиеся основных типа прорастания: с концевым или боковым ростком, между которыми возможны различные комбинации (рис. 7). Замечено было, что первыми прорастают обычно те конидии, которые дают концевые ростки с заостренного конца конидии, позже, примерно на $^1/_2$ часа после начала прорастания, прорастают конидии с боковыми ростками. Таким образом, в начале прорастания обыкновенно встречаются только концевые ростки. Проращивая конидии, я замечал, что иногда большинство (до 90% и более) конидий давали концевые или наоборот боковые ростки.

Прорастание конидии начинается с появления выпуклого бугорка на последней (рис. 6). Бугорок начинает быстро расти, приобретает форму шарика, соединенного с конидией широкой шейкой; последний удлиняясь переходит в ростковую трубку, которая редко ветвится и обычно дает не более одного ветвления. При прорастании вся плазма конидии переходит в росток и, локализируясь у конца последнего, передвигается вместе с его ростом. Ростки могут достигать большой длины (до 1700 μ.). Диаметр их колебался в пределах 5—10,5 μ., а в среднем имел 8 μ., т. е. почти равнялся диаметру гиф. Нередко во время прорастания конидии поражались хитридиевым грибком и погибали.

Скорость продвижения ростковой трубки. Наблюдения над скоростью продвижения ростковой трубки велись в каплях водопроводной воды. Отмечалось удлинение ростка через каждые 1—$1^1/_2$ час. и высчитывалось удлинение за 1 час (скорость). При 12°R. в течение первых $5^1/_2$ час. скорость колебалась в пределах 46—111 μ. за час, а средняя равнялась 88 μ. При других наблюдениях в течение первых $3^1/_2$ час. при 14°R. скорость колебалась в пределах 89—109 μ., а средняя равнялась 101 μ. В общем было замечено, что скорость роста трубки в течение первых часов неравномерна и в большинстве случаев постепенно уменьшалась. Если трубка разветвлялась, то скорость каждого ветвления была меньше, чем скорость, давшей ветвления, трубки.

Энергия прорастания конидий. Наблюдения велись в лаборатории при $t^\circ = 10 - 12$°R. Конидии брались для опытов свежие и проращивались в каплях водопроводной воды. После посева камеры с конидиями затемнялись кроме одной, которая оставалась в условиях рассеянного света, при чем результаты, полученные в этой камере и в параллельной затемненной, не различались. Конидий сеялось в каждую каплю не менее 100, а каждый подсчет производился над 100—200 конидий. Для каждого посева улавливался момент начала прорастания, а затем через некоторые промежутки производился подсчет проросших спор. Так как к моменту посева часть их могла потерять способность прорастания, то в конце каждого опыта подсчитывался процент проросших конидий, если таковые во время опыта не прорастали на 100%. Под термином „энергия прорастания" я

подразумеваю наименьший срок времени, в который прорастает наибольшее количество конидий; этот срок подвергается колебаниям в зависимости от разных условий. Было замечено, что он удлиняется при уменьшении жизнеспособности конидий. Начало прорастания наблюдалось в течение второго часа после посева. Между 2 и $2^1/_2$ час. после посева прорастало 64—100%, при 100% способности к прорастанию. При немного меньшей 89—95% способности к прорастанию в период 3 часов прорастало 60—95% жизнеспособных конидий. При подсчете через 5 час. после посева все жизнеспособные конидии оказывались проросшими на 100%. Из этих опытов следует, что среднюю энергию прорастания свежих конидий при 10—12°R. в лабораторных условиях можно считать за $2^1/_2$ часа для 87% (табл. 1).

Способность конидий к прорастанию. Способные к прорастанию конидии легко отличить уже по внешнему виду. В капле воды под микроскопом они представляются преломляющими свет, оболочка их от тургора напряженная, плазмотический слой плотно примыкает к ней, не образуя промежуточного пространства. Потеря способности к прорастанию внешне выражается в спадении напряженности оболочки и отхождении плазмы от стенок последней, при чем образующееся пространство увеличивается, и конидия впоследствии сморщивается. Наблюдения показали, что еще несозревшие конидии уже способны прорастать, но дают более короткие ростки (380—485μ., вместо 1000—1700 μ.). Во влажной атмосфере в течение первых 9—10 час. конидии сохраняли всхожесть на 100%, затем она падала. При 100% относительной влажности всхожесть после 15—17 час. совершенно терялась; не потерявшие же к этому сроку всхожести конидии прорастали непосредственно на конидиеносцах, т. к., конденсируя на своей поверхности влагу, конидии создавали вокруг себя капельножидкое пространство. При относительной влажности менее 100% способность к прорастанию у конидии сохранялась до 10 дней. В сухой лабораторной обстановке эта способность утрачивалась в течение 1 суток. В сухом воздухе, особенно под действием солнечных лучей (в мае месяце) ,конидии уже после $1^1/_2$—2 час. переставали прорастать.

Изменчивость формы конидий. Хотя изучение этого вопроса не входило в мою задачу, но считаю не лишним сообщить о фактах, которые были замечены во время других наблюдений над конидиями. Конидии, взятые с одной посадки лука в разные сроки, часто имели форму непостоянную в пределах разных проб. Так, в какой-либо пробе нередко почти все конидии имели удлиненно-яйцевидную форму, а в другой, взятой в другой срок времени, наоборот, эллиптическую.

Время потребное для заражения листьев лука конидиями. На основании данных из вышеизложенных наблюдений, мною сделана попытка подсчитать количество времени, потребного для заражения листьев конидиями. Расчет времени производился

следующим образом. Предположив, например, что мы имели два растения, одно из которых содержит заразное начало в листьях, посмотрим, сколько времени пойдет на передачу инфекции другому растению. Можно предположить, что этот промежуток времени слагается из следующих фаз: а) промежутка времени, потребного для появления конидиеносцев с конидиями на зараженных грибницей листьях; б) количества времени, необходимого для прорастания конидий; с) времени, проходящего от начала прорастания конидии до проникновения ростковой трубки в устьице. Время, потребное на перенесение конидий с конидиеносца на здоровый лист, не принималось во внимание.

Первая фаза в лабораторных условиях, как выше было указано, протекала в течение 7—12 час. Вторая фаза при температуре 10—12° занимала $2^1/_2$ час. для 87% конидий. Средняя скорость продвижения ростковой трубки при 12—14°R. около 95 μ. в час, а т. к. среднее расстояние какой-нибудь точки на поверхности листа до устьица около 160 μ., то третья фаза, т. е. среднее время, необходимое для попадания ростка в устьице, займет примерно 1 ч. 40 м. Суммируя время, необходимое для всех трех фаз, получим 11—16 час. При более благоприятных условиях для грибка этот срок может сильно сократиться. Таким образом, можно предполагать, что в природе для распространения заражения вполне достаточно одной влажной ночи.

ТАБЛИЦА 1.

№№ влажн. камер	1	2	3	4	5		6	7
t° по R	12°	12°	12°	10°	10,5°		10,5°	12°
Нач. прораст. через	1 ч. 45 м.	1 ч. 45 м.	1 ч. 25 м.	1 ч. 50 м.	1 ч. 17 м.		1 ч. 32 м.	1 ч. 30 м.
После посева через	2 ч. 30 м.	2 ч. 30 м.	2 ч. 10 м.	3 ч.	2 ч. 17 м.	5 ч.	3 ч.	5 ч.	2 ч. 15 м.	3 ч. 40 м.
Прорасло из общ. колич.	100%	100%	95%	85%	89%	64%	100%	55%	92%	89,5%	94%
Прорасло из жизнеспособн.	100%	100%	95%	95%	100%	64%	100%	60%	100%	94,5%	99%
Жизнеспособность	100%	100%	100%	89%	100%		92%	95%			

Примечание. В камере № 3 посев сделан на 3 ч. 35 м. позднее № 1 и 2; в камере № 6—на 1 ч. позднее № 5.

Некоторые наблюдения в природных условиях подтверждают это предположение. Так, например, появление конидиального налета на листьях нередко наблюдалось несмотря на отсутствие дождей, а нам уже известно, что эта фаза в процессе распространения гриба занимает максимальное время, две же остальные, занимающие около 4 часов для большинства конидий, могут сильно сократиться во времени для небольшого % конидий.

Вторичное заражение. Под вторичным заражением я подразумеваю внедрение грибницы из листа в ткани луковицы. Как нам известно, после проникновения ростковой трубки в устьице листа (первичное заражение) в нем развивается грибница. Происходящее удлинение листа заставляет большую массу грибницы скапливаться преимущественно ближе к его верхушке. Таким образом, хотя грибница и встречает некоторое препятствие для своего распространения в направлении к основанию листа, все же, как показали наблюдения, она туда проникает. При замедлении листом своего роста и при дальнейшем распространении грибницы может произойти внедрение ее в ткани луковицы (вторичное заражение). После заражения листьев, заражение луковиц не всегда обеспечено. Так, из 28 луковиц, от нескольких искусственно зараженных растений, только 6 (21,5%) оказались зараженными грибницей. Анализ луковиц, подвергавшихся естественному заражению в природе, показал присутствие мицелия в 17 из 38 (т. е. 45% заражения). Далее наблюдения показали, что вторичное заражение распространяется в большинстве случаев на все луковицы, полученные от одного материнского растения: из 22 луковиц, полученных от 8, зараженными оказались 21.

Передача болезни с семенами. Вопрос о передаче болезни с семенами посредством зимующего в них мицелия не вполне еще выяснен. Пока, на основании некоторых полученных результатов, можно думать, что едва ли такая передача возможна. Для выяснения этого вопроса 29 июля прошлого года было отмечено 5 растений, полученных от луковиц с зимующим мицелием и имевших цветочные стрелки. Растения имели сравнительно со здоровыми угнетенный вид, цветочные стрелки развились хуже чем у здоровых растений, а цветочные стебли были несколько укороченными. 2 сентября, при наступлении холодов, когда растения закончили свое развитие, оставшийся экземпляр цветочного зонтика подвергся микроскопическому исследованию. Соцветие было недоразвито и на нем поселились сапрофиты. Семена оказались большей частью щуплыми и почти лишенными эндосперма. В цветоножках встречалась в небольшом количестве грибница P. Schleideni и единичные ооспоры. Грибница иногда доходила почти до основания околоплодника, в семенах же ее обнаружить не удалось, несмотря на тщательные поиски. В семенах, полученных от растений, зараженных конидиями во время вегетационного периода в цветочные стрелки и стебли, грибницы

также не удалось обнаружить. В этом случае для микроскопического исследования были взяты 3 цветочных стебля с зонтиками, семена в которых были зрелыми. Грибницу удалось обнаружить в большом количестве в верхушках трех стеблей около самого основания зонтика. Цветоножки и семена оказались незараженными. Анализировалось около 100 семян. Таким образом, если растение подвергается заражению после образования цветочной стрелки, грибница, повидимому, встречает препятствие для проникновения из цветочного стебля в цветоножки и семена.

При посадке луковиц, зараженных мицелием, последний, при развитии цветочных органов, может в них проникнуть, как показали наблюдения, но т. к. растение к этому времени оказывается сильно пострадавшим и ослабленным от паразита, то отмирание цветов, вероятно, происходит прежде, нежели грибница может проникнуть в завязь. Шембель указывает, что пораженные грибом растения обычно не дают зрелых семян.

Зараженная зимующей грибницей материнская луковица не всегда передает заражение своему потомству. Так, из 7 новых луковиц, полученных от 3 материнских, только 4 содержали зимующий мицелий. Количество мицелия в последних было значительно больше, чем в луковицах материнских.

Широких опытов в отношении влияния мильдью на урожай луковиц не производилось. Полученные же пока результаты при горшечной культуре показывают, что первоначальный вес луковицы уменьшался приблизительно в 4,5 раза.

Применение бордоской жидкости в борьбе с мильдью лука. Нередко рекомендуется в качестве мер борьбы с мильдью лука опрыскивание посадок бордоской жидкостью. Шембель, например, указывает на производившиеся опрыскивания посадок в два срока: первый раз лазурином, а второй раз бордоской жидкостью, при чем результаты получились настолько хорошими, что владелец луковичных плантаций, относившийся вначале к опрыскиваниям недоброжелательно и допустивший опрыснуть только небольшую часть посадок, впоследствии сильно об этом сожалел.

Я неоднократно пытался ставить опыты с опрыскиванием лука бордоской жидкостью, но не всегда получал ощутительные результаты: удавалось лишь ослабить болезнь, но не вполне устранить. Эти опрыскивания производились на участке, сильно страдавшем от мильдью. В связи с обнаружением зимующего мицелия в луковицах, является отчасти понятным факт невозможности прекратить болезнь, т. к., вероятно, значительная часть посадочного материала была заражена зимующим мицелием.

В прошедшем вегетационном периоде был повторен опыт опрыскивания бордоской жидкостью листьев лука, при чем в основу при учете болезни принималось количество зараженных мицелием луковиц. Для некоторого представления о зараженности

посадочного материала около 0,1 части его было подвергнуто микроскопическому анализу, а т. к. проанализированная часть луковиц не содержала зимующего мицелия, то можно было предполагать, что зараженность посадочного материала не превышала 10%. Высаженный, затем, 19 мая лук был разделен на 2 одинаковые делянки, одна из которых предназначалась для опрыскиваний, другая для контроля. 11 июня, когда листья лука не превышали длиною 5—10 см., было произведено первое опрыскивание, при чем как это, так и последующие опрыскивания производились нейтральной 1—1,5% бордоской жидкостью. Для обеспечения возможности распространения заражения тотчас же после первого опрыскивания между рядами растений обеих делянок были размещены на расстоянии 2,5 фут. друг от друга равномерно по всей площади делянок несколько рядов горшков с сильно зараженными мильдью растениями. Последние на время производства последующих опрыскиваний убирались с делянок и затем помещались обратно. Опрыскивания производились через 9—14-дневные сроки и после дождей, по возможности, повторялись. В течение двух месяцев было произведено, кроме первого, еще 6 опрыскиваний, при чем последнее было 8 августа. Было замечено, что жидкость ложится неравномерно на всю поверхность листа и чаще полосою вдоль его. Таким образом, на листе могут оставаться пространства не защищенные от заражения. Между вторым и третьим опрыскиванием пошли сильные дожди, смывшие большую часть состава с листьев, и появились первые признаки болезни на опытных делянках. В течение следующих опрыскиваний болезнь распространялась, и к концу 7-го опрыскивания проявление ее можно было видеть на многих листьях лука и на опрыскивавшейся делянке, но в меньших размерах, чем на контрольной.

После окончания вегетационного периода луковицы с опытных делянок были подвергнуты микроскопическому анализу на содержание в них зимующего мицелия. Результаты опрыскиваний выразились в том, что на опрыскивавшейся делянке % зараженных грибницей луковиц был в 2,5 раза меньше, чем на контрольной, а средний вес луковицы несколько больший. Эти результаты сведены в следующей таблице.

Делянки.	Зараж. мицелием посадоч. материала.	Колич. анализ. луковиц.	Из них зараз.:		Средн. вес зараж. лук. в грм.	Средн. вес незараж. лук. в грм.
			колич.	%		
контрольная . .	не более 10%.	38	17	45	13,7	19,1
опрыск. борд. ж.		44	8	18	19,1	20,9

Меры борьбы. Сопоставляя факт развития ооспор обычно в небольшом количестве и, с другой стороны, значительный % зараженных луковиц (42%, 45%), нельзя отрицать большого значения посадочного материала при распространении гриба. Поэтому контроль его мог бы принести большую пользу. Так как метод микроскопического анализа луковиц слишком кропотлив, можно было бы прибегнуть к способу предварительной высадки части посадочного материала, помещая его в условия благоприятные для появления конидиальной стадии, которая может, как было сказано, появиться на зараженных растениях не позднее 9 дней после их посадки. Испытав, таким образом, часть посадочного материала, можно иметь некоторое представление и о его зараженности.

Если при многолетней культуре лук сильно страдает от мильдью, то лучше от такой культуры отказаться или брать материал, по возможности, с тех посадок, на которых лук почти не страдает от этой болезни. Некоторые наблюдения, о чем говорилось выше, указывают на возможность заражения в течение одной влажной ночи при отсутствии дождей, почему для посадки предпочтительнее выбирать места более высокие, сухие, открытые для солнца, а кроме того следует избегать густой культуры. Встречаются указания, что в низинах лук больше страдает от гриба; это явление наблюдалось и мною в затененных местах.

Иногда в качестве мер борьбы предлагается выдергивать больные растения. В связи с обнаружением зимующего мицелия, этой мере надо придавать бо́льшее значение, чем это делалось. Вырыванием растений, на которых обнаружены первые признаки болезни, уничтожаются очаги болезни. Производя подобную операцию в продолжение первых 10 дней с момента первого появления спороносной стадии, мы уничтожим только те растения, которые при посадке имели зимующий мицелий в луковицах, т. к. инкубационный период продолжается не менее 10 дней. Этим способом достигается только устранение главных очагов заразы. Применением же опрыскиваний можно задержать дальнейшее ее развитие. Комбинированием этих двух способов борьбы можно болезнь свести на нет.

Что касается фунгисидов, то бордоская жидкость может оказаться вполне действительной, если для опрыскиваний установить правильные сроки в зависимости от продолжительности инкубационного периода и увеличить равномерную прилипаемость состава на всей поверхности листа. Кроме бордоской жидкости в литературе рекомендуется также серно-известковый отвар (1 ч. отвара на 50—60 ч. воды) [1]) и опыливания растений смесью негашеной извести с серой (1 ч. извести на 2 ч. серы) [2]).

[1]) Savienibas „Latvijas Lauksaimniecibas Centralbiedriba". Skrejlapa № 11, III, 1925.

[2]) Board of Agric. and Fish. Leaflets № 178. London, 1911.

По сообщению Штрауса [1]) был испробован в двух концентрациях водный раствор многосернистого натриевого медного купороса, при чем было произведено два опрыскивания; фунгисид действия не оказал, причину чего автор об'ясняет поздним опрыскиванием и постоянными дождями.

Chapman [2]) сообщает о нахождении им на семенах лука спор мильдью и о производившихся протравливаниях семян; протравливание, по его мнению, задерживает развитие гриба. Эта мера вряд ли может быть признана целесообразной по причине короткой жизни конидий. Что касается общих мер борьбы как плодосмен и уничтожение остатков урожая, то о действительности их трудно говорить, поскольку вопрос о прорастании ооспор еще не разрешен.

N. O. KATTERFELD.

Zur Biologie der Peronospora Schleideni Ung.

(Résumé).

1. Verfasser vermerkt eine starke Verbreitung des Zwiebelmehltaus in den Gouvernemens Leningrad und Novgorod.

2. Oosporen wurden in geringen Mengen auf verschiedenen Teilen des Blattes, hauptsächlich aber auf dessen Oberteil beobachtet.

3. Die Verbreitung des Parasits geschieht mittels des in der Zwiebel überwinternden Myceliums. Der letztere kann in verschiedenen Teilen der Zwiebel gefunden werden, aber dessen grösste Anhäufung wird gewöhnlich näher zum Oberteil der Zwiebel beobachtet. Dieses Mycelium zeichnet sich durch starke Lichtbrechung aus und unterscheidet sich von dem in Blättern sich entwickelnden Mycelium durch folgende Merkmale: durch dickere Membran, durch Anwesenheit grosser Anzahl von grossen Oeltropfen, teilweise durch die Struktur der Haustorien, durch nestartigen Charakter in der Verteilung, sowie durch Mangel an sichtbaren Merkmalen des Parasitismus.

4. Die mit Mycelium infizierten Zwiebeln entwickeln bei Pflanzen im Gewächshaus das Konidienstadium nicht eher als nach 9 Tagen.

5. Die Hauptmasse des wachsenden Myceliums konzentriert sich im Oberteil des Blattes.

6. Das Eindringen des Parasits in das Blattgewebe geschieht ausschliesslich durch die Spaltöffnungen. Die Triebhyphen gehen zuweilen manche Spaltöffnungen vorbei eher sie in das Blattgewebe gelangen.

---

[1]) Ежегодник, VI. 1910, стр. 191—2.

[2]) Chapman, G. H. Notes on the occurence of Fungus Spores on onion Seeds. Rep. of the Massachussets Agr. st. 32, 1910. Boston.

7. Die Inkubationsperiode dauert von 10 bis 18 Tagen.

8. Die Keimungsenergie wurde in Laboratoriumverhältnissen bestimmt; bei 10—12° R. keimten im Laufe von 2,5 Stunden im Durchschnitt 87% und im Laufe von 5 Stunden 100% der lebensfähigen Konidien.

9. Bei feuchter Luft behalten die Konidien ihre Keimfähigkeit während 10 Tagen. Im Sommer bei trockner Luft unter dem Einfluss der Sonnenstrahlen verlieren die Konidien diese Fähigkeit nach $1^1/_2$—2 Stunden.

10. Die Zeit, die zur Uebergabe der Infektion mittels Konidien von einer kranken Pflanze auf eine gesunde notwendig ist, schwankt, in Versuchsverhältnissen, von 11 bis 16 Stunden.

11. Nach Infektion der Blätter, dringt das Mycelium nicht immer in die Zwiebel ein.

12. Aus den bereits vorhandenen Beobachtungen kann die Folgerung gezogen werden, dass die Uebergabe der Krankheit durch die Samen kaum möglich ist.

13. Eine durch überwinternden Mycelium infizierte Mutterzwiebel übergibt nicht immer die Infektion der künftigen Generation.

14. Es ist aus den Versuchen zu ersehen, dass das Bespritzen der Pflanzen mit Kupferkalkbrühe die Verbreitung der Krankheit vermindert.

Б. К. ФЛЕРОВ.

Некоторые новые направления в изучении головневых грибов.

Последние годы, в связи с общими успехами микологии, и в связи с открытыми ею новыми путями, дали много интересного в деле изучения Ustilagineae. В настоящей небольшой заметке я не смогу, конечно, подвести итоги всей последней литературы, так как она слишком велика и слишком разностороння, и отмечу только некоторые работы, в которых заметны новые идеи и направления. Чрезвычайно большое количество работ, посвященных головневым, и то внимание, с каким относятся микологи к этим грибам, об'ясняются, конечно, не только их практическим значением, но и тем глубоким теоретическим интересом, который они собою возбуждают. Являясь типичными паразитами, они в отличие от большинства других паразитических форм, легко поддаются культуре и на многих средах проделывают даже полный цикл своего развития (Brefeld, 1, Флеров, 2, 3, Kniep, 6). Правда, я лично не склонен отождествлять те споры, которые получаются в культуре, со спорами, возникающими на растении, так как в них, по моим

данным (4), не происходит копуляции ядер. Поэтому я называю хламидоспорами только те из них, которые наблюдаются в культуре, т. к. они будут вполне аналогичны хламидоспорам других грибов; обычным же спорам, возникающим на растении (половым спорам), надо дать другое название, например, принять термин „головневые" споры, называть же их хламидоспорами не правильно.

Переходя к разбору литературы, следует указать, что несколько лет тому назад весьма большой интерес представляли исследования головневых с точки зрения цитологии, каковые были важны для выяснения цикла развития этих грибов, их филогении и систематического положения. В настоящее же время, чисто цитологическое исследование отошло уже на второй план и не возбуждает особого интереса. Основные моменты поведения ядер головневых, смена диплоидной и гаплоидной фаз, уже более или менее выяснены и дальнейшие исследования ничего существенного не добавляют [1]). Все исследованные формы ведут себя более или менее одинаково. Смена одноядерной и двуядерной фазы протекает у них или по типу Ustilago avenae (возникновение двуядерности тотчас же после прорастания спор) или по типу U. maydis (образование двуядерности перед формированием спор) Ravitscher, 9, 10, Paraviccini, 11). Для разрешения же более детальных вопросов строения ядра, редукционного деления и пр. головневые совершенно не пригодны, т. к. ядра их исключительно мелки. Попытки что-либо в этом отношении выяснить, оказываются в достаточной мере бесплодными и мало убедительными. Данные, например, Ravitscher'a (10) о редукционном делении у Tilletia возбуждают еще слишком много сомнений и далеко не могут считаться бесспорными.

Одним же из наиболее интересных вопросов, достаточно детально разработанным в последнее время, будет вопрос об образовании у головневых биологических рас. Еще в 1904 г. Federley (12), исследуя U. tragopogonis, находил две расы этого гриба, обе паразитирующие на Tragopogon pratense. Расы эти отличались друг от друга тем, что у одной споридии копулировали, а у другой нет [2]). Изучая U. avenae (4), я также установил, что этот гриб имеет две совершенно различные расы. С овсов, собранных из различных мест средней полосы СССР, выделялись мною формы U. avenae, резко друг от друга отличающиеся. Большинство форм имели споридии копулирующие, у

[1]) Данные Liro об оогамном процессе у Ustilago Vuijckii я здесь рассматривать не буду, т. к. они, на мой взгляд, не достаточно доказательны и нуждаются еще в дальнейшей проверке.

[2]) Данные Federley подвержены еще значительным сомнениям и вполне полагаться на них не приходится. Liro, например, считает, что Federley оперировал не с одним грибом, а с двумя U. tragopogonis и U. scorzonerae.

одной же копуляции споридий никогда не наблюдалось. Kniep (7) в своей работе с U. violacea совершенно определенно установил, что этот гриб распадается на целый ряд биологических форм. На разных видах гвоздичных растут совершенно различные расы, в большинстве случаев строго специализированные, заражающие только один какой-нибудь вид. Zillig (13) вполне подтвердил данные Kniep'a и показал, что эти расы значительно друг от друга отличаются по своим физиологическим свойствам. Faris (16) работая с ячменями установил, что на различных расах его паразитируют различные расы U. hordei. Reed (17), исследуя U. avenae и U. laevis, выделяет также целый ряд биологических форм, которые заражают различные расы овса. Из 17 его рас, 13 заражалось одной расой U. laevis и 5 заражалось другой. Особенно же много материала в этом отношении дали исследования Liro (18). Не имея здесь возможности хотя бы очень кратко процитировать большую его работу, я укажу только, что этим исследователем найдены биологические формы у очень многих видов головневых. Он производил многочисленные опыты с заражением и получил исключительно интересные данные. Особенно подробно был им изучен все тот же U. violacea. Типичная форма этого гриба, по его данным, паразитирует только на Saponaria officinalis, на других же видах гвоздичных паразитируют совершенно иные расы, которые, по мнению Liro, являются даже особыми видами. Далее весьма интересные в теоретическом отношении результаты были получены Bauch'ом (15), который исследовал паразита на Phragmites communis—U. grandis. Этот автор констатировал, что U. grandis образует как бы географические расы. Ph. communis, как известно, большой космополит; растет он на юге и заходит довольно далеко на север. Bauch'y удалось установить, что паразиты, собранные на Ph. communis в Германии и в Голландии, различаются весьма существенно. Характер прорастания спор у этих двух рас различный: у одних они прорастали только одним трехклетным проростком, у других прорастающая спора давала всегда два проростка—один трехклетный, а другой одноклетный. Далее, у голландского материала не копулировали совершенно клетки промицелия, а исключительно обильно копулировали споридии, наступала прямо таки „эпидемия копуляций"; у германского же материала великолепно копулировали клетки промицелия, но совершенно не копулировали споридии. Bauch, сравнивая эти результаты с соответствующими данными по другим головневым, приходит к заключению, что у некоторых рас половая способность пропадает исключительно рано, тогда как у других, например, U. longissima var. macrospora (14), половая способность держится 8—9 месяцев. Все эти данные вполне определенно показывают, насколько далеко зашла у головневых грибов специализация и способность образовывать биологические формы. За последнее время весьма детально был

разработан вопрос об образовании отдельных рас у пероноспоровых и мучнисторосных грибов, но исследования головневых пошли, в этом отношении, еще дальше. И наиболее интересным в этом вопросе будет указание на то, что отдельные расы ведут себя различно в половом отношении.

Далее, под влиянием работ по мукоровым грибам в ботанике появился большой интерес к гетероталлизму. По этому вопросу проделано много исследований, которые констатировали гетероталлизм у самых разнообразных водорослей и грибов, и, опять таки, головневые дали в этом отношении очень много интересного. Открыт и детально разработан гетероталлизм головневых был Kniep'ом (7, 8), затем очень много нового дала по этому вопросу цитированная уже работа Bauch'a. По многим причинам головневые грибы представляют весьма благодарный об'ект для изучения гетероталлизма, и Bauch в своей работе пытался подойти поближе к разрешению вопроса о сущности гетероталлизма. Правда, его исследования в этой области не дали тех результатов, на которые он рассчитывал, но все же он добился весьма многого. Обе копулирующие споридии будут по его данным активны. Здесь нет ни женской пассивной, ни активной мужской,—обе они дают одинаковые проростки, которые растут друг другу навстречу и при соприкосновении копулируют. В связи с этим, Bauch разбивает весь процесс полового акта головневых на два этапа: образование копуляционных каналов и копуляцию. Отдельные виды и расы дают, в этом отношении, большие различия. В культурах споридий одного знака у некоторых видов, например U. bromivora, никогда не образуется копуляционных каналов. Каналы образуются лишь тогда, когда в культуру споридий одного знака бывают подбавлены споридии другого знака. У некоторых же рас, даже в культурах одной споридии, появляются проростки, развивающиеся в мицелий. Весьма много и таких видов, у которых споридии или копулируют, или прорастают без копуляции: U. Kuhneana (Wolff, 19), Tracya hydrocharidis (Reukauff, 21), U. lychnidis-dioicae (Bref., 1). Мои исследования (4, 5) показали, что у таких прорастающих споридий ядра делятся, и развивается двуядерный мицелий, ничем не отличающийся от обычного мицелия, развившегося в результате полового акта. Однако, подобный гаплоидный мицелий, по данным Zilliga, заражать растения не может. Все эти данные показывают, что половой процесс головневых, протекающий в общем по одной единой схеме, довольно существенно различается у различных рас и видов.

Сказать что-либо определенное о филогении головневых грибов и точно установить их систематическое положение, конечно, более чем трудно. На основании цитологических данных приходится признать, что эти грибы ближе всего стоят к ржавчинникам, но отличаются от них по другим признакам столь резко, что видеть между ними близкое родство невозможно.

Вернее всего (Janchen, 20), что это совсем особая группа, которая очень рано отделилась от общего исходного корня всех грибов и в дальнейшем шла и эволюционировала своим собственным путем. Если в настоящее время грибы эти и построены до нельзя просто, то приходится считать, что простота их вторичная. Организмы эти—паразиты и паразиты весьма совершенные, специализировавшиеся на отдельных видах и даже расах высших растений. Вернее всего, что именно под влиянием своего паразитического существования, грибы эти и упростили свое тело и органы своего размножения. Только у некоторых форм мы находим конидиальное спорообразование, у большинства же имеются лишь „головневые" споры и хламидоспоры. Половой процесс, и так уже невероятно упрощенный, у некоторых рас, повидимому, почти совершенно исчезает. Это обстоятельство позволяет нам предполагать, что головневые, может быть, более сложно устроенные раньше, теперь стоят на пути к окончательной утрате полового акта. Этот процесс протекает у нас непосредственно перед глазами и мы находим в настоящее время расы, у которых споридии копулируют далеко не всегда, а у некоторых и вовсе не копулируют,—половой процесс не наблюдается [1]). Каким образом протекает у подобных рас весь цикл развития—задача будущих исследований.

Литература.

1. Brefeld, O.—Über Hefe; ilze. Unters. a. d. Gesammtgebiete d. Mykologie. Heft 5, 9, 12.
2. Флеров, Б.—Образование хламидоспор и азотист. питание U. hordei. Журн. Русск. Бот. Общ. Т. IV. 1919 г.
3. Его же.—Развитие U. avenae и U. hordei in vitro. Труды 2 энтомо-фитопатол. с'езда. 1920.
4. Его же.—К цитологии U. avenae, по данным культуры in vitro. Труды секции по микологии и фитопатол. Русск. Бот. Общ. 1923.
5. Его же.—К цитологии Doassansia alismatis. Журн. Русск. Бот. Общ. Т. 9. 1924.
6. Kniep, H.—Über Urocystis anemones. Zeitschr. f. Bot. 13.
7. „ Unters. über d. Antherenbrand. Zeitschr. f. Bot. Heft. 6. 1919.
8. „ Über Morphol. und Physiol. d. Geschlechtsdifferenzierung. Verhandlungen d. Physik. Medic. Gesell. Würzburg. Bd. 48, n. 1. 1920.
9. Rawitscher, F.—Beitr. z. Kenntnis d. Ustilagineae. Zeitschr. f. Bot. 1912.
10. „ Beitr. z. Kenntnis d. Ustilagineae. Zeitschr. f. Bot. 1922.
11. Paraviccini, E.—Unters. über d. Verhalten d. Zellkerne bei d. Fortpflanzung d. Brandpilze. Ann. Myk. 15. 1917.
12. Federley, H.—Die Kopulation der Konidien bei U. tragopogonis. Finska Vetesk. Soc. Vordahandl. 46 H. 2. 903—04.

[1]) Подозревать, что у подобных рас диплоидность может возникать по типу U. maydis, конечно, совершенно не приходится по очень многим соображениям. Трудно допустить, чтобы у двух биологических форм одного и того же вида наблюдалась бы такая разница в цикле развития.

13. Zillig, H.—Über specialisierte Formen beim Antherenbrand U. violacea. Centralbl. f. Bact. II. 53.
14. Bauch, R.—Über U. longissima und ihre Varietät macrospora.—Zeitschr. f. Bot. 15. 1923.
15. „ Unters. über d. Entwicklungsgeschichte u. Sexualphysiologie d. U. bromivora u. U. grandis. Zeitschr. f. Bot. H. 3. 1925.
16. Faris, J.—Physiological specialisation of U. hordei. Phytopath. 1924.
17. Reed, G.—Physiological races of oat smuts. Amer. Journ. of Bot. 1924.
18. Liro.—Die Ustilagineen Finnlands. 1. 1924.
19. Wolff, R.—Notiz. Bot. Zeitung. 1874.
20. Janchen, E.—Die Stellung d. Uredineen u. Ustilagineen in System d. Pilze. Oester. Bot. Zeitung. 72, 1923.
21. Reukauff, E.—Über Tracya hydrocharidis Lagerb. Hedw. Bd. 45, 1905.

Москва.

Январь 1926 г.

Н. А. НАУМОВА.

О паразитизме Peronospora ficariae Tul. на Ranunculus ficaria.

Само по себе паразитирование Peronospora ficariae на лютике не представляет особого практического интереса. Но изучаемый организм одного семейства с Phytophthora infestans D. B. и в качестве об'екта может облегчить разрешение некоторых невыясненных моментов в истории развития последней на картофеле. Питающее растение Ranunculus ficaria имеет некоторое, хотя и не прямое, сходство с картофелем своими клубеньками, которые, однако, здесь не стеблевого, а корневого происхождения. Кроме того, растение это удобно для наблюдений по незначительной величине своих частей, в частности клубней, легко поддающихся изучению на срезах.

Несмотря на то, что при исследовании биологии Phytophthora infestans исключительное внимание уделялось изучению зимующей стадии гриба, последнее слово еще не сказано, а в связи с этим не ясно первичное заражение растения. Почти все имеющиеся гипотезы склоняются к зимовке гриба в стадии мицелия. Так по Де-Бари (1869) мицелий зимует в клубнях картофеля, откуда весной переходит на растение. Несогласованность некоторых фактов с этим положением приводит Кюна, а позже Брефельда к другим гипотезам, в которых центр тяжести переносится с растения на почву, где предполагают зимовку мицелия. Но в виду того, что мицелий не был обнаружен там, Клебан видоизменяет эту схему: роль почвенного мицелия заключается в образовании конидий, которыми и заражаются уже не клубни, а непосредственно листья. Только за последние

годы опыты Бройн (1922) подтвердили способность мицелия к сапрофитной жизни в почве. Отсутствие видимых признаков гриба в начальные моменты жизни больного растения обусловливает появление теории Массэ о латентном состоянии гриба, из которого последний пробуждается при благоприятных метеорологических условиях. Эриксон образно воплощает эту идею в понятии о микоплазме—особом смешении плазмы гриба с протоплазмой растения. Пока микоплазма гипотетическое состояние, и когда происходит процесс—неизвестно.

Если обратиться к фактам, указывающим на возможность зимовки мицелия у Peronosporaceae, то об этом говорит еще Бермс, а затем Де-Бари указывает на зимовку мицелия P. ficariae в клубеньках и корешках Ranunculus, где он был обнаружен. Вартенвейлер (1918) в своих опытах констатирует присутствие зимующего мицелия в корнях зонтичных. Но автор не уверен во всеобщности этого явления. Действительно, одно присутствие мицелия в зимующих органах растений не говорит о его жизнеспособности и не доказывает поэтому в дальнейшем инфекции растений. Бройн впервые получила мицелий Ph. infestans в пробирках с почвой и сделала вышеупомянутое заключение. Другим пунктом, сосредотачивающим внимание исследователей, является не открытая половая стадия Ph. infestans. Метод чистых культур гриба представляется наиболее верным путем при изучении данного вопроса. Впервые чистые культуры гриба, правда в вегетативной стадии, получил Брефельд. Клинтон добился образования ооспор паразита. В последнее время исследования велись в другом направлении—в смысле изучения биологических рас Phytophthora. Аналогичные описания приобретают выдающийся интерес с опубликования опытов Петибриджа и Лафферти. Ими открыт ряд форм Phytophthora, заражающих в числе растений из сем. Solanaceae также и картофель. Эти виды имеют в своем цикле развития ооспоры. Немного позже Петибридж описал ооспоры Phytophthora, прорастающие после некоторой стадии покоя. По мнению последних авторов, есть вероятность зимовки ооспор в почве. Это обстоятельство намечает новые пути в проблеме первичного заражения.

По тем соображениям, которые высказаны в начале данной работы, имелось в виду, допуская возможность зимовки мицелия в клубеньках Ranunculus, проследить способ перезимовки мицелия, его пробуждение и способность заражения всходов. Предполагалось, что клубеньки растений, зараженных грибом, содержат зимующий мицелий. И, если выкопать эти клубеньки осенью и хранить в условиях, приближающихся к естественным, а весною пересадить в другую землю,—исключается совершенно влияние почвы, как источника заражения. Возможно, что мицелий имеет свой минимум и максимум развития в зависимости от внешних условий; чтоб охватить это влияние, необходимо поме-

стить прорастающие клубеньки в разные условия температуры и света. Кроме того, варьируя внешние условия для развития самого растения, предрешаем ответ, как реагирует паразит на изменения окружающей среды, благоприятные или неблагоприятные для роста растения-хозяина. Будет ли поспевать мицелий за ростом растения, например, в случае этиолирования последних... Если же при значительном количестве сохраненных, таким образом, клубеньков последние дали бы здоровые растения, пришлось бы искать первичную инфекцию не в зимующем мицелии гриба. Тогда придется исходить из почвы, как факторе заражения. Здесь могут быть две предпосылки: или первичная инфекция вызывается почвенным мицелием, что является пока загадочным, или прорастающими ооспорами. Изучение инфекции растений затрагивает взаимоотношения между грибом и растением, и нельзя обойтись без описания симптомов заболевания, как и изложения морфологии гриба, что дает возможность судить о паразитизме в целом. Итак, для наблюдения были намечены следующие пункты: 1) морфология гриба; 2) взаимоотношения между грибом и растением,—а) внешние признаки заболевания и распространение мицелия на различные органы растения, b) зависимость роста гриба от условий роста растения, c) первичная и вторичная инфекции.

Методика. Исходным материалом для опытов и наблюдений были дикорастущие лютики на заранее отмеченных местах, где из года в год замечалось их заражение грибом. Чтобы подойти к вопросу зимовки мицелия и тем отчасти к моменту первичного заражения, был применен метод изоляции растений. Для исключения влияния почвы и могущих здесь находиться ооспор и мицелия, осенью с вышеупомянутых мест были выкопаны клубеньки растений. Втечение зимы они хранились в условиях, приближающихся к естественным, но не в почве, свободные от заражения. В конце зимы, к началу пробуждения растений, клубеньки исследовались время от времени на содержание мицелия. К весне они все проросли и были пересажены в горшки в незараженную почву; часть их пересажена в оранжерею, часть в подвал и часть на чердак. При этих различных температурных условиях половина горшков держалась на свету, другая же в затенении. Для каждого опыта бралось по 100 экземпляров. Позже с тех мест в парке, откуда были взяты клубеньки, были вновь выкопаны растения с внешними признаками заболевания на самых первых стадиях развития, распустивших один-два листочка, и перенесены в эти различные условия температуры и освещения. Контролем являлись растения, растущие в природе. Во время вегетационного периода через семидневные промежутки брались пробы по пяти растений из каждой серии и фиксировались (целые) в 70% спирту с небольшим количеством формалина. Материал, предназначенный для микротомных срезов, резался на мелкие кусочки и проводился через спирты постепенно

повышающейся крепости, где держался в течение одних суток; в абсолютном спирту—двое суток. Затем пропитывался ксилолом в обычной последовательности. После ксилол вытеснялся парафином, прибавляемым до состояния полной насыщенности; затем производилась заливка. Одновременно фиксировались и контрольные растения. Затем этот материал исследовался анатомически на присутствие мицелия. Для упрощения поисков мицелия, предварительно, до заливки срезались скальпелем частицы с каждого органа растения и мацерировались в крепком растворе едкого натра. Только после обнаружения мицелия в них, делались срезы с соответствующих частей растения от руки или большей частью на микротоме. Применялось окрашивание простое: эозином, фуксином, конго, сафранином, хлопчатобумажной синью (в молочной кислоте) и двойное. Наилучшие результаты получались от окрашивания хлопчатобумажной синью: мицелий окрашивался интенсивнее окружающей ткани и ярче выделялся, чем при другой окраске.

Морфология мицелия. В итоге анатомических наблюдений получается следующее: мицелий межклетный, нечленистый, бесцветный, с зернистым содержимым, с разветвленными гаусториями внутри клеток. Гифы следуют направлению границ клеток, более или менее равномерные на всем протяжении. Исключение составляет мицелий, развивающийся при оптимальных условиях температуры и света; гифы искривляются и сильно ветвятся. При интенсивном развитии мицелий заходит в клетки, посылая разветвленные гаустории. На поверхность растения мицелий выходит только через устьица листьев. Приближаясь к последним, он обыкновенно разветвляется; при входе в устьице гифы сливаются в пучек. Мицелий встречается во всех тканях листа, стебля, черешка и клубенька, исключая эпидермиса и сосудистой системы. Есть один только случай, нарушающий это правило, — всего один раз был найден мицелий в ксилеме листа, о чем упоминается ниже. Также в одном случае встречался мицелий в корешке, похожий на мицелий Peronospora. Ооспоры залегаются в межклетниках или внутри клеток стебельков, черешков и листьев, чаще в последних, но никогда не в клубеньках, хотя там и развивается мицелий.

Заболевание в природных условиях. Внешние признаки поражения растений в природе проявляются рано. Среди зеленой массы лютиков, развертывающих по одному листочку, выделяются матовым хлоротичным цветом отдельные группы зараженных грибом растений. Отличаются они и значительно меньшими размерами черешков и листочков. Края листочков под влиянием паразита отогнуты вниз. Наоборот, растения, которые заражаются втечение лета от конидий, не отстают в росте от здоровых. По крайней мере в течение лета последовательные измерения здоровых и больных экземпляров не дают заметной разницы. На срезах выяснилось, что паразитизм гриба не вносит никаких

существенных изменений в анатомическое строение растения. Расположение и характер ткани, где находится мицелий, не отличается от нормальных, здоровых. Разница в величине клеток не бросается в глаза. Только увеличиваются межклетники—единственные пути распространения мицелия. Естественно их увеличение отнести за счет уменьшения соседних клеток. Измерения клеток, свободных от мицелия и с таковым, дали уменьшение об'ема последних. В природе первые следы мицелия обнаруживаются в черешках растений, у которых листочки еще не развернулись. Поднимаясь от основания стебелька, мицелий пробивается в межклетниках паренхимы или основной ткани. Затем встречаются растения с мицелием только в листочках, еще свернутых в трубки. Мицелий находится в межклетниках паренхимы или пересекает клетки, посылая внутрь их разветвленные присоски. На поперечных срезах видно, что мицелий не сильно развит и простирается в виде одного—двух тяжей, расположенных в плоскости среза независимо друг от друга. Во всех этих случаях мицелий намечается пока в одном пункте: или в стебельке, или в черешке, или только в листочке; в корешках и клубеньках мицелия не находим. Позже начинаем встречать растения с мицелием, простирающимся от основания стебельков вплоть до листочков. Обыкновенно мицелий, поднимаясь по побегу и достигая уровня пластинок листьев, не минует ни одного листочка на зараженном им побеге, распространяясь по всему растению. К моменту выступления конидиального налета на поверхность листочков (конец апреля) гифы мицелия направляются к устьицам. Мицелий усиленно развивается и пронизывает растение по всем направлениям, не заходя только в эпидермис и сосудистые пучки. Однажды, как исключение, замечен мицелий в ксилеме черешка: типичный мицелий Peronospora залегает здесь в промежутке двух сосудов: ширина его в 4 раза превышает нормальную. Но это единственный случай развития мицелия в сосудистой системе. Мицелий, распространяясь вдоль побега, заходит во вновь возникающие клубеньки. В клубеньках мицелий слабо развит, занимая небольшие участки паренхимы. В надземных клубеньках мицелия не встречаем. После максимума развития болезни—появления конидиального налета, гриб готовится к стадии покоя. В конце мая закладываются ооспоры в межклетниках черешков и листьев; следовательно там, где был мицелий. Но в клубеньках, где встречается мицелий, ооспоры никогда не образуются. В это время в природе происходит естественное увядание растений и развитие гриба приостанавливается.

Мицелий в зимующих клубеньках. Опытные растения, взошедшие из собранных с осени клубеньков, все оказались здоровыми. В фиксированных зимовавших клубеньках мицелий найден только в нескольких, из большого количества рассмотренных. Мицелий со слабо зернистым содержимым, нечленистый, бесцветный, не

вызывает сомнений в тождестве с мицелием Peronospora, находимым в больных растениях. Присутствие мицелия говорит за то, что гриб может зимовать в этой стадии в клубеньках. Но вопросы: жизнедеятелен ли здесь мицелий, первоначальная или вторичная это стадия заражения,—остаются открытыми. Возможно и третье предположение, что заражение клубеньков случайное. Это могли бы несколько выяснить опыты с искусственным заражением. Но поставленные в этом направлении опыты не дают возможности притти к определенным выводам. Во всяком случае, факт этот об'ясняет причину, почему выросли здоровыми растения, отделенные от почвы, тогда как в естественных условиях, наоборот, в предыдущем и настоящем году было сильное заражение растений. Очевидно в природе главное заражение обусловлено не одним наличием зимующего мицелия в клубеньках, а первичная инфекция вызвана, вероятно, извне-зимующими ооспорами. Для более точного выяснения условий первичного заражения следовало бы ранней весной, до появления всходов из клубеньков, произвести ряд последовательных опрыскиваний их вместе с почвой фунгисидами. Отрицательные результаты оправдали бы последнее предположение, то есть, что первичное заражение вызывается извне и вероятнее всего прорастающими ооспорами.

Заболевание в тіп. и тах. условиях освещения и температуры. Чрезвычайная приспособляемость гриба к его живому субстрату и зависимость от внешних условий питающего растения проявляется на экземплярах, помещенных с этой целью в иные условия температуры и света. Как указывалось выше, растения с внешними признаками заболевания, выкопанные из естественных условий, были перенесены в оранжерею, где постоянная температура стояла около 20°. Влиянию низкой температуры подвергались растения, в подвале, а смене нагревания за день и охлаждения ночью подвергались растения, помещенные на чердаке. В каждом случае половина растений выставлялась на свет, а другая партия затенялась. При высокой температуре и полном освещении быстро изменяется характер мицелия. Он принимает необычную для нормального форму: свободные концы гиф шаровидно вздуваются, гифы сильно ветвятся, искривляются, тогда как обыкновенно они прямолинейны; гриб роскошно развивается, пронизывая ткани. Диаметр гиф увеличивается по сравнению с нормальным. Далее повторяется то же, что и в естественных условиях: мицелий поднимается также вверх по черешкам и далее распределяется по всему растению. Одно отличие—развитие гриба идет усиленным темпом, и в начале мая начинают образовываться ооспоры, то-есть недели на три ранее, чем в природе. Ооспоры залагаются иногда и в устьицах. Растения, содержавшиеся в тени, большею частью не обнаруживают мицелия в своих тканях. Встречающийся здесь мицелий тоже более или менее извитой формы, но уже и мало распро-

страняется по растению. Этиолированные растения вскоре погибают, и наблюдения из-за недостатка материала прекращаются.

В подвале при низкой температуре и полном освещении пересаженные растения растут слабо, вытягиваясь при затенении. И мицелий развивается слабее, но ширина его мало отличается от нормальной. Растения вскоре зачахли и до образования ооспор проследить развитие гриба не удалось. То же остается сказать о растениях, стоявших на чердаке.

Обобщая все данные, приходим к таким выводам:

1. Первые следы мицелия весной в одних случаях в черешках, в других—в листочках указывают на заражение этих новообразуюшихся органов тогда же весной от прорастающих ооспор. На основании того, что на первоначальных срезах молодых растений никогда не удавалось проследить связь между мицелием в листочках и черешках, можно думать, что это первичное заражение местное, позже распространяющееся диффузно.

2. Но если связать с фактом обнаружения в редких случаях мицелия в зимующих клубеньках, то придется допустить, что иногда в них мицелий зимует. Жизнеспособность и заразное начало зимуюшего мицелия не доказаны, так как в опытах получились здоровые растения из перезимовавших клубеньков, собранных осенью. А возможность заражения была очень вероятна, потому что они были изолированы с мест, где наблюдалась сильная инфекция.

3. Этот зимующий мицелий имеет, вероятно, происхождение от прорастающих конидий, заражающих летом растения. Заражение клубеньков в таких случаях местное.

4. Растение в позднем возрасте заражается лишь от конидий, развивающихся на больных растениях, и влияние этой инфекции на замедление роста растения не наблюдается, так как заражение местное, ограниченное.

5. Раннее заражение молодых растений всегда диффузное и при наружном осмотре бросается в глаза ненормальная окраска и задержка роста растения вследствие угнетающего действия паразита. Полная противоположность позднему заражению взрослых растений.

6. Заложение летом ооспор в вегетативных органах, отмирающих к осени, говорит за то, что источником заражения является почва, где зимуют ооспоры. Это подтверждает групповой характер первоначального расположения (весной) больных растений среди здоровых.

7. Высокая температура при максимуме освещения, влияя на быстрое развитие растения, благоприятствует распространению и мощности паразита в тканях хозяина, ускоряя вместе с тем и его развитие.

8. Высокая температура и недостаток света (затенение), вызывая ненормально быстрый рост растения (этиолирование),

вызывает задержку в развитии мицелия, который замирает, не поспевая за его ростом.

9. Гриб сопутствует растению с начала до конца его вегетационного периода.

Фитопат. Станция ЛСХИ.

Февраль 1926 г.

Литература.

1869. De-Bary. Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit.

1875. Büsgen. Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze.-Bot. Zeit., p. 53.

1893. Smith, W. The potato fungus. Germination of the resting spores. Montly Micr. Journ.

1897. Berlese. Über die Befruchtung und Entwickelung der Oospore bei den Peronosporeen. Jahrb. f. Wissensch. Bot.

1901. Ячевский, А. А. Пероноспоровые. Мик. Флора Евр. и Азиат. России. Т. I.

1903. Giddings. Saggio di una Monografia della Peronosporaceae. Portici.

1904. Clinton. Downy Mildew.-Conn. Agr. Exp. St. Report.

1909. „ Artificial Cultures of Phytophthora with special reference to oospores.

1911. „ Oospores of Potato Blight Phyt. inf. Report of the Connect. Agr. Exp. St.

1912. Jones, L. G. Investigations of the Potato fungus. Phyt. inf. Vermont Agr. Exp. St.

1913. Melhus. The perennial myc. of Phyt. inf.—Centralbl. f. Bact. Abt. II, Bd. 39.

1917. Sherbakoff. Buckeye rot of tomato fruit.—Phytop., p. 119.

1918. Wartenveiler. Beiträge zur Systematik und Biologie einiger Plasmopara Arten. Ann. Myc.

1919. Pethybridge, G. H. and Lafferty, H. A. A Disease of tomato and others plants, caused by a new species of Phyt.—Scient. Proc. R. Dublin Soc. Vol. XVI (N. S.) № 35.

1918. Gäumann. — Über die Formen der Peronospora patasitica (Pers.) Fr. Dresden.

1920. Rosenbaum. Infection experiments on tomatos with Phyt. terrestria.—Phytop. X, p. 102.

1920. Gardner. Peronospora in turnips roots. Phytop.

1921. Haskell. Ph. inf. on eggplant in the United States. Phytop. XII, p. 504.

1921. Murphy, Paul A. The sources of infection of potato tubers with the blight fungus Ph. inf. Scient. Proc. R. Dublin Soc., 353—368.

1922. Bruyn, Helene de. The saprophytic life of Phytophth. in the soil.

Микологические заметки.

К морфологии Cercospora Rösleri (Catt.) Sacc. на винограде (Vitis vinifera).

В фитопатологической литературе, относительно паразита винограда—Cercospora Rösleri (Gatt.) Sacc., между прочим, указывается, что данный вид гриба образует конидии сидящие *одиночно* на вершине конидиеносцев, причем у Saccardo и Rabenhorst'a указываются размеры конидий от 50—60 μ длины и 5—7 μ. шир., у Viala (Cladosp. Rösleri) и Сорокина от 40—46 μ. и дл. 5—8 μ. шир., и у Ячевского от 30—80 μ. дл. и 8—12 μ. шир.

Просматривая в этом году основной гербарий Фитопат. отдела Харьк. Обл. с.-х. оп. ст., я неожиданно обнаружил на листьях винограда, указанных у А. А. Потебни как пораженные C. Rösleri, на одном из конидиеносцев этого гриба, почти вертикально-стоящую цепочку конидий, характерных для этого вида. Цепочка состояла из 3-х спаянных концами конидий. Места спаек были прекрасно заметны в виде черных пятнышек, причем на первой от конидиеносца конидии, кроме черного пятнышка спайки со следующей конидией, рядом на уступчике находилось еще одно, ясно заметное, черное пятно спайки.

При внимательном рассматривании—это пятнышко спайки представляет небольшое углубление резко ограниченное темным кружком валика. При дальнейшем исследовании того же препарата, рядом с другими пучками конидиеносцев были обнаружены, еще одна цепочка, состоявшая из 3-х конидий и несколько отдельных одиночных конидий. Большинство конидий и конидиеносцев от высыхания с'ежилось; цвет конидий светло-оливковый; форма удлиненно-цилиндрическая, слегка притупленная к концам. В данном случае величина всех конидий цепочек колебалась между 22,6—33,9 μ. длины и 5,6—6,8 μ. ширины; все они были одноклетные и двуклетные. Конидиеносцы выходили из отверстия листа пучком, в виде розетки, на небольшом безцветном ложе. Цвет конидиеносцев от светло до буро-оливкового. Величина их колебалась между 20—30 μ. длины и 4,5—5 μ. ширины. Но, возможно, что длина некоторых была больше, т. к. часть из них в сломанном виде имела до 30 μ.

Причисляя указанные цепочки конидий к C. Rösleri, несмотря на разницу конидий с данными вышеуказанных авторов, я руководствовался следующими соображениями. В статье Еленкина „О некоторых менее известных грибных паразитах на листьях виноградной лозы" (Жур. „Болезни растений", 1909 г., № 4—5 имеется следующая характеристика для C. Rösleri по исследованиям образцов Thümen'a, Ячевского и Спешнева: „Споры обыкновенно удлиненно-цилиндрические, реже овальные,

2—4-клетные; длина их доходит до 45 μ. (очень редко до 55 μ.), но чаще 25—35 μ.; ширина 6—7 μ.". Эта характеристика и величина конидий вполне соответствуют форме и величине конидий найденных цепочек, не говоря уже о цвете конидий, форме и цвете конидиеносцев и конидиеносного пучка, которые также вполне сходятся как с определением почти всех указанных авторов, так и с рисунком конидиеносного пучка Сорокина („О некоторых болезнях винограда", 1892 г.). Кроме того, просматривая образцы поражений C. Rösleri, любезно присланные Ячевским из его эксиккатов, я лишний раз убедился в тождественности найденных цепочек конидий с C. Rösleri, тем более, что и в присланных образцах Ячевского встречались конидии размером в 26—30 μ. длины и 5—6 μ. ширины.

Общий вид найденных цепочек, кроме того, очень похож на цепочку Septocylindrium virens Sacc. (по рис. Saccardo „Fungi Italici—Hyphomyceteae" и Сорокина. loc. cit.), но резкая разница в величине конидий—15 μ длины и 3 μ ширины у S. virens (по Thümen'y и Saccardo) совершенно не дает повода причислить найденные цепочки конидий к этому виду. То же и относительно S. dissiliens Sacc., где величина конидий (50—70 μ. дл. по Saccardo), также резко разнится, да и форма самих конидий (рис. Sacc., loc. cit.) отличается от найденных нами.

Относительно темных пятнышек спайки конидий и конидиеносцев Сорокин указывает как на характерный признак C. Rösleri. Но, по его данным, эти темные пятна имеются только на одном конце конидий, в нашем же случае они были на обоих концах, что, конечно, вполне понятно, т. к. конидии были в цепочках. Кроме того, на некоторых образцах основ. гербария Фитопат. отд. Харьк. Обл. с.-х. оп. ст. и образцах, присланных Ячевским, встречались отдельные конидии C. Rösleri с черными точками на обоих концах.

Таким образом, имея в виду нахождение цепочек конидий C. Rösleri в естественных условиях и, иногда, в тех же условиях отдельных конидий с темными пятнами спайки на обоих концах, а также принимая во внимание и исследования Потебни над C. Rösleri в искусственных культурах (статья „Fungi imperfecti" Южн. России". Тр. Общ. испыт. прир. при Харьк. Ун., т. XXXIV), где указывается, что в культурах грибок этот образует спороносные нити, несущие на концах многочленные цепочки спор с 1—4 перегородками; можно считать, что C. Rösleri образует в естественной среде не только одиночные конидии, но иногда, и, возможно, только при некоторых условиях, цепочки конидий.

Пораженные образцы винограда, на которых обнаружены цепочки конидий C. Rösleri, были собраны Потебней в Мелитопольском округе.

Е. Е. Фомин.

Фитоп. Отд.
Харьк. Обл. с.-х. оп. ст.
Июль 1926 г.

Новости фитопатологической и микологической литературы.

Brentzel, W. E. „The pasmo disease of flax".—Journ. of Agric. Res., v. XXXII, № 1, 1926, p. 25—37, pl. I—V.

Грибок Phlyctena linicola, вызывающий болезнь льна, носящую в Ю. Америке наименование „pasmo", был описан Spegazzini в 1911 г. Позднее об этой болезни более подробно говорил Girola, как о причиняющей большие повреждения льна в Аргентине. В Соед. Штатах болезнь наблюдалась уже много лет, и в 1917 г. Reddy изолировал организм, при помощи которого и получил типичное повреждение льна. По мнению автора эта болезнь была занесена в Соед. Штаты с семенами. В поле она появляется обычно не задолго до уборки льна. Сначала видны отдельные побуревшие участки, которые увеличиваясь покрывают значительную поверхность поля. На стеблях пятна развиваются сначала на нижней их части, распространяясь затем вниз и вверх на несколько сант. Пятна сначала мелкие, зеленовато-желтые, позднее они принимают бурую окраску и увеличиваются, опоясывая стебель таким образом, что больные его части чередуются со здоровыми зелеными. Пораженные области могут сливаться и покрыть большую часть и даже все растение. Пикниды развиваются в большом количестве на пораженных частях растения, при чем появляющиеся ленточки спор придают им сероватую окраску и пушистый вид. При наличии благоприятной температуры и влажности болезнь быстро распространяется, вызывая поражение и побурение листьев, цветочных бутонов и коробочек. Листья увядают и опадают, хотя иногда только скручиваются, оставаясь прикрепленными. Многие коробочки остаются пустыми, в других появляются сморщенные семена. Иногда болезнь может быть найдена и на всходах льна, растущих на тех местах, где в предыдущем году растения были поражены. Она появляется сначала на семенодолях, позднее на листьях, но редко наблюдается на стеблях очень молодых растений. Грибок без затруднения культивируется на искусственных средах. Пикниды достигают 63—126 μ. в диам. и развиваются под эпидермисом листьев и стеблей. Конидии бесцветные, почти цилиндрические, слегка утончающиеся к концам, прямые или изогнутые, обычно с 3 перегородками, 21,7 = 2,8 μ. Опыты с искусственными заражениями растений различного возраста показали, что заражаются преимущественно более взрослые экземпляры; на более молодых наблюдались только следы заболевания. Сумчатая стадия грибка автором найдена не была. Конидии перезимовывают на остатках от уборки урожая, откуда болезнь распространяется следующей весной. Как долго они могут сохранять эту способность к заражению,—пока еще не выяснено. Споры могут распространяться

с семенами и вызывать новое появление болезни. При наблюдении смежных частей поля, засеянных здоровыми и зараженнами семенами, выяснилось, что в первом случае пораженные участки были малочисленны, тогда как во втором наблюдалось их большое количество. Наиболее сильно „pasmo" развивается на низких местах, на возвышенных и более сухих болезнь заметно слабеет. Борьба сводится к уничтожению пораженных остатков, посеву здоровых семян и плодосмену; помогает также протравливание формалином. Что касается сухого протравливания, то, в виду новизны этого способа и недостаточной еще его разработки, автор затрудняется его рекомендовать. За последние два года выяснилось, что различные сорта льна проявляют различную степень устойчивости к этому заболеванию.

Е. Чумакова.

Cayley, Dorothy M. „Some observations on the life-history of *Nectria galligena* Bres."—Ann. of Bot., V. 1921, p. 79—90, pl. I—V. Биология грибка Nectria galligena Bres., обычного паразита груш и яблонь, изучена еще мало. Автор, как и Weese, работавший над Nectriaceae, считает, что именно этот вид, а не N. ditissima Tul., как предполагали многие исследователи, является причиною развития рака на стволах и ветвях вышеуказанных деревьев. Автору удалось проследить в чистых культурах весь жизненный цикл грибка, конидии и аскоспоры которого хорошо прорастают на многих обычных средах, но зрелые перитеции удается получить только на субстратах, содержащих крахмал или его производные с глицерином. Весь цикл грибка в общих чертах можно разделить на 3 стадии: 1) микроспоры с мелкими, удлиненными, овальными, бесцветными спорами, 5—7 = 1—2 μ.; 2) макроспоры, которые при полном развитии бесцветные, слегка изогнутые, с закругленными концами, с 5—7 перегородками, 65—75 = 4—5,5 μ.; на молодых спородохиях они имеют меньшее количество перегородок; количество ядер клеток колеблется от одного до нескольких; 3) перитеции, обычно развивающиеся на тех же спородохиях как и макроспоры и содержащие парафизы с многочисленными сумками с 8 слегка желтоватыми, двуклетными, шероховатыми аскоспорами, 15—21 = 6—8,5 μ. Все эти виды спор были известны и ранее, но в течение последних работ, автору удалось наблюдать еще четвертый вид спор, которые в неокрашенном состоянии совершенно не отличимы от макроспор. Эти двуклетные многоядерные споры можно видеть как на коре, так и в искусственных культурах с началом развития перитециев. При созревании этих спор число ядер доходит до 8. Прорастание их наблюдать еще не удалось. Что касается спорного вопроса о существовании пикнид этого грибка, то они иногда встречались автору на коре. Они развиваются в непосредственной близости к перитециям и, повидимому, на тех же спородохиях. Стенки пикнид состояли

из одного или двух правильных слоев толстостенных клеток. У перитециев молодые стенки имеют более двух внешних слоев, и они гораздо менее правильны. Внутренняя ткань молодых перитециев заметно варьирует по величине клеток и по способности их к окрашиванию по сравнению с центральными частями пикнид, окрашивающихся гораздо более однородно. В распознавании пикнид и незрелых перитециев все же встречаются затруднения. В культурах, благодаря более неправильному росту тканей спородохия и изменениям в толщине стенок молодого перитеция, легко не заметить не зрелые пикниды. По мнению автора, если пикниды и существуют в истории жизни грибка Nectria galligena, что еще не вполне доказано, то они возможно недоразвиты, и грибок может совершать весь свой жизненный цикл на искусственных средах и без плодоношений этого вида.

Е. Чумакова.

Stevens, Neil E. „Environmental temperatures of fungi in nature".—Amer. Journ. of Botany, vol. IX, 1922, p. 385—390, fig. 1.

Исследование соотношений между температурами воздуха и пораженных грибками живых и отмерших частей растений, находящихся на солнечном свету, показало, что разница может достигать 20° С. То же самое наблюдается для мелких плодов, и вообще для надземных частей растений, температура которых на солнечном свету обычно выше температуры воздуха. В тени и ночью этого явления не наблюдается и температуры почти равны.

Е. Чумакова.

Изд. Гл. Ботан. Сада. Цена 2 р. 50 к. в год.

Ленинградский Гублит № 19618. Тираж 1000 экз.

Типография Главного Ботанического Сада, Аптекарский пр., д. 1.